



دار الكتب www.dar-alkotob.com

مقدمة في

وراثة العشائر والوراثة الكمية

أستاذ دكتور

هاشم أحمد حسين

أستاذ الوراثة

كلية الزراعة - جامعة القاهرة

فبراير ٢٠٠٢

PROF. DR. H. A. S. HUSSEIM
FAC. AGRIC UNIV CAIRO
GIZA - EGYPT

محتويات الكتاب

الموضوع	الصفحة
مقدمة المؤلف	1
(الجزء الأول : وراثة العشائر)	
الباب الأول : الجينات فى العشائر	1
الباب الثانى : قانون هاردي - فاينبيرج	11
الباب الثالث : قوى التطور ودورها فى تغيير الاتزان	
الوراثة فى العشائر	87
الباب الرابع : تعدد المظاهر الوراثى والنشوء	
والتطور الجزيئى	115
(الجزء الثانى : الوراثة الكمية)	
الباب الخامس : الوراثة الكمية (مقدمة)	135
الباب السادس : مكونات التباين المظهرى	150
الباب السابع : المكافئ الوراثى وطرق الانتخاب	
للمصفات الكمية	183
المراجع :	215

"بسم الله الرحمن الرحيم"
مقدمة المؤلف

تفتقر المكتبة العربية إلى الكثير من المراجع في مجالات مختلفة من العلوم الحديثة . وبالرغم من حركة الترجمة النشطة - من اللغات المختلفة إلى العربية في الحقبة الأخيرة، إلا أنّ كثيرا من العلوم البيولوجية ، ومن بينها علوم الوراثة ، لم تزل قسما كافيا من الاهتمام . ونظرا لأهمية وراثة العنصر والوراثة الكمية ففى مجالات التحسين الوراثى للنبات والحيوان ، بل وتحسين الجنس البشرى ، فقد رأيت من واجبى أن أحاول تقديم هذا الفرع من علوم الوراثة فى صورة مقدمة لطلاب كليات الزراعة والطب البيطرى والطب البشرى ، وأيضاً للمشتغلين بعلوم تربية الحيوان والنبات .

إن الكمال لله وحده ، لذلك فأننى أرحب بكل نقدٍ بَناءٍ لهذه الطبعة الأولى، راجيا من كل من له أية ملاحظات أن يعرضها علىّ عسى أن تعيننى ففى فى تحسين الطبعة التالية .

والله ولى التوفيق
دكتور / هاشم أحمد حسين

مارس ١٩٨٨

تحذير: لا يجوز نقل أو تصوير أو اقتباس أو تخزين هذا الكتاب أو أى جزء منه بدون إذن كتابى موقّع عليه من المؤلف ، ومن يخالف ذلك يتعرض للمسائلة القانونية .

PROF. DR. H. A. S. HUSSEIN
FAC. AGRIC UNIV CAIRO
GIZA - EGYPT

رقم الايداع بدار الكتب: ١٩٩٠/٣٢٩٢
حقوق الطبع والنشر محفوظة للمؤلف

دار الكتب www.dar-alkotob.com

الجزء الأول ورثة المسائر

الباب الأول الجينات في العشائر Genes in Populations

مقدمة :

نشأ علم وراثة العشائر - كأحد فروع علم الوراثة في الثلث الأول من القرن العشرين - وبالرغم من نشأته الحديثة نسبيا إلا أنه نما بسرعة وأصبح له نظرياته وقوانينه وقواعده الراسخة . ومعتبر هذا العلم من أهم علوم الوراثة التي لها مجالات تطبيقية واسعة في تربية النبات والحيوان ، وقد امتد ليشمل السلوك الوراثي في العشائر الانسانية ، كما أنه يرتبط ارتباطا مباشرا بعلوم التطور ونشأة الانواع . والدارس لهذا العلم يجب أن يكون ملما بمبادئ علم الاحصاء البيولوجي . ولا يمكن لأي من نبات أو حيوان أو أخصائي لتحسين الجنس البشري أن يدرس سلوك الصفات القياسية Metric characters (الكمية Quantitative) ما لم يكن ملما بدرجة كافية بأسس وقواعد هذا الفرع من علوم الوراثة . ومع التقدم الحديث في البيولوجيا الجزيئية ، امتد هذا العلم ليشمل التطور الجزيئي الذي يبحث في تفهم العلاقات التطورية بين المجموعات التقسيمية من الكائنات الحية المختلفة ، من طريق مقارنة تراكيب كروموسوماتها وجيناتها ونواتج هذه الجينات ، بهدف توضيح تطور الأظم الجينية الحديثة من خلال الاظم الجينية البدائية ، حيث أن ذلك قد يفيد في التطعيم الجيني بين الكائنات بدائيات النوى والكائنات مميزات النوى ، وهو ما يعرف حديثا بتكنولوجيا الهندسة الوراثية .

وسوف نتناول في هذا الكتاب سلوك الجينات في العشائر المختلفة وما يطرأ عليها من تغيرات عبر الأجيال المختلفة ، ثم بعد ذلك سنتناول سلوك الجينات التي تحكم الصفات الكمية وكيفية توارثها وتحليلها .

الجينات في العشائر : Genes in populations

بينت الدراسات الوراثية التقليدية أن الجينات التي تحكم صفات بعض الأفراد أو العائلات تسلك سلوكاً مندلياً ، كما أن القواعد التي وضعها مندل وغيره من علماء الوراثة تَكُون من التنبؤ بسلوك الصفات التي تحطمها الأفراد الناتجة عن تزاوج أبوين ، وذلك عبر الأجيال المتعاقبة . ونسب الكائنات التي أمكن دراستها وراثياً باستقاضه كالدروسوفلا والذرة وغيرها ، أصبح في الامكان الحصول منها على سلالات بها صفات مندلية حسب رغبة الباحث .

الا أن المسألة تزداد تعقيداً اذا انتقلنا من الوراثة الجزيئية أو الوراثة على المستوى الكروموسومي الى مجال الوراثة على مستوى العشيرة population فمثلاً يمكن التساؤل :

(١) ما هو تأثير الطفرات التي تنشأ في عشيرة ما - خلال الأجيال المتعاقبة نتيجة للتمرض للاشعاعات النووية أو غيرها من المطفرات أو الملوثات البيئية ؟

(٢) هل تبقى التكرارات النسبية لطُرُز الدم في عشيرة ما (كمنطقة القاهرة - أو - المنيا ، أو على مستوى المجتمع المصري) على ما هي عليه خلال عدة أجيال ؟ أم هل يحدث تغير من جيل لآخر ؟ ولو حدث هذا

التغير ، فما هي الأسباب التي أدت الى ذلك ؟

(٣) كما قد يتطلب الأمر معرفة ما اذا كانت الطفرات المستحدثة
أو الجينات الخاصة بصفة معينة تصبح بمرور الزمن أقل أو أكثر تكراراً ،
أم تحتفظ العشيرة بتكرارها ثابتاً دون تغير ؟

(٤) كما قد يرغب المرء استنباط طرق وأساليب لتخليص عشيرة ما من
الجينات الضارة ، أو زيادة تكرار الجينات المفيدة في العشيرة على
حساب جينات ضارة أو أقل فائدة — كل هذه التساؤلات والمشاكل
تجد حلولها العملية من خلال علم وراثة العشائر . واتباع أساليب
الوراثة التقليدية أو المندلية البسيطة لا يمكن من الإجابة على مثل
هذه التساؤلات . وعلاوة على ما سبق فإن علم وراثة العشائر
يعمل على استهضاح كيفية حدوث التطور العضوي Organic evolution
كما سيوضح ذلك فيما بعد . ولمعرفة مصير الجينات خلال الأجيال
المتعاقبة ، يتطلب الأمر أن نعرف الكثير من عشائر الكائنات الحية
وكذلك عن الأفراد داخل هذه العشائر ، حيث أنتمن خلال أفراد
العشيرة يمكن أن يتقرر مصير كثير من الجينات . فمثلاً القدرة التناسلية
reproductive ability (أو نسبة الخصوبة fertility ratio)

لأفراد حاملين لجين معين قد تختلف بالخصائص التالية للعشيرة :

- ١ — تكرار هذا الجين في العشيرة .
- ٢ — حجم العشيرة .
- ٣ — الألقام الجينية genomes للأفراد الآخرين في العشيرة .
- ٤ — العوامل الأخرى التي قد تشمل العلاقة بين العشيرة ومختلف الظروف البيئية المحيطة بها وضمنها العشائر الأخرى .

وعلاوة على ذلك ، تستمر الحياة وتتطور من خلال الزمان والمكان .
ولعب الكائن بفردية — من خلال هذين البعدين دورا محدودا ، لكن
المشييرة ككل هي العامل الحاسم في توزيع الكائنات خلال المناطق —
الجغرافية المختلفة ، وفي قدرة هذه الكائنات على الاستمرارية خلال
الأزمان المختلفة . ومن ثم ، فبالرغم من تواجد الجينات داخل خلايا
الأفراد ، فإن مصير هؤلاء الأفراد وبالتالي مصير جيناتهم مرتبط ارتباطا
وثيقا بخصائص المشيرة ككل .

وهناك بعض الاتجاهات يجب أن تؤخذ في الاعتبار عند الانتقال من
دراسة الوراثة على مستوى الفرد أو العائلة أو الجين . . . إلخ ، إلى دراسة
الوراثة على مستوى المشيرة ، ويمكن تلخيص هذه الاتجاهات فيما يلي :

- (١) يجب أن يتحول التركيز من الفرد ، زوج القواعد ، الجين الموقع
أو السلالة إلى مجموعة كبيرة من الأفراد — أي المشيرة Population .
 - (٢) يجب أن يركز الاهتمام على التباين Variation فهنا يبيح دأرس
الوراثة الجزئية أو الجينية أو الكروموسومية عن تحليل مجال التباين —
باستعمال السلالات النقية Pure lines ، أو الجينات الثابتة
والأنظمة الانزيمية المتجانسة — فإن الدأرس لوراثة العشائر ينصب
اهتمامه الأساسي في الاختلافات — في كمية التباين داخل المشيرة
وفي الطريقة التي تتغير بها الجينات أثناء مراحل التطور المختلفة ،
حيث أن بعض الظواهر التي قد يهتم بها الدأرس لوراثة العشائر ربما
قد تحتاج إلى آلاف أو ملايين السنين لكي تحدث .
- ههوجد ثلاثة مجالات من الدراسة في علم وراثة العشائر ، يمكن تلخيصها
فيما يلي :

(١) تعدد المظاهر Polymorphism :

ربما تكون أبرز خصائص أى عشيرة طبيعية Natural populations هو تباينها . يتضح هذا التباين إذا أخذنا فى الاعتبار - مثلا الجنس البشرى - لانتنا تعودنا على الاحساس بالاختلافات فى الصفات الادمية : كمظهر الانسان ، شخصيته وجنسه وسلوكه وغير ذلك من الصفات الادمية الاخرى .

وربما يكون الامر اقل وضوحا إذا أخذنا عشيرة من الذباب أو من الفئران أو غيرها ، إلا أن التباين موجود بالرغم من ذلك . ومن الناحية الوراثية يقال أن العشيرة الطبيعية متعددة المظاهر Polymorphic . وفى عام ١٩٦٦ قام ليفونتين Lewontin وهابى Hubby بدراسة أول تحليل شامل لتعدد مظاهر البروتين فى العشائر الطبيعية للدروسوفلا سيد وأيسكيورا *Drosophila pseudoobscura* وذلك باستعمال طريقة الترسيد الكهربى فى الجل للبروتين Gel-Electrophoresis ، واستطاعوا أن يميزوا أنواعا مختلفة من البروتينات Proteins تختلف من فرد لآخر داخل العشيرة .

وقد أعطت الدراسات التى تلت ذلك فى عشائر أخرى متباينة كالانسان والفئران والشوفان البرى والشعير البرى نفس النتائج : وهى وجود كثرة فى تعدد مظاهر البروتين polymorphism عند ما يبحث عنها . يشير تعدد مظاهر البروتين الموجود فى عشيرة ما لوجود الألية Allelism داخل العشيرة . صَدَّرَ أن حوالى ٢٠ إلى ٥٠% من جميع مواقع الجينات

التركيبية St.genes الموجودة في نوع ما من الكائنات توجد في صور
اليكية من اثنين أو أكثر من الآليات في أى عشيرة . إن اكتشاف التباين
في جين ما وعلى مستوى البروتين قد شجع على البحث فيما يسبب استمرارية
تعدد المظاهر في عشيرة ما .

(٢) التطور Evolution :

وصف ليفونت Lewontin التطور بأنه عملية تحوّل التباين داخل
عشيرة ما إلى تباين في عشائر مختلفة في المكان (نشأة وتنوع السلالة) ،
والزمان (تطور السلالة) . لذلك فإن وجود تعدد المظاهر وحدوث
التطور ظاهرتان شديدتا التلازم . وتعتبر نظرية داروين - والاس (١٨٥٨)
من الانتخاب الطبيعي Natural Selection أكثر النظريات بروزا بالنسبة
للقوة الدافعة لعملية التطور البيولوجي . وتنص هذه النظرية على :
" أنه طالما تنعاً متغيرات وراثية Genetic variants داخل عشيرة ما ، فإن
الأصلح سيكون ذا ميزة انتخابية ، وسيكون له فرصة أفضل لكي يَكُون
نسلا عن بقية أفراد العشيرة وحيث أن الأصلح يستمر في التمتع بقابلية
أكثر للحياة والتكاثر ، فبالإكيد ستنعاً أنواع جديدة بواسطة التطور " .
وتوجد قوى دافعة أخرى خلاف الانتخاب الطبيعي يعتقد أنها تقف
وراء الظواهر التطورية ، إلا أن الاهتمام الأكبر موجه ناحية الانتخاب
الطبيعي .

(٣) نظرية وراثة العشائر Population Genetics Theory :

يوجد مجال بحث رئيسي آخر في مجال وراثة العشائر ، ألا وهو ابتكار النظرية الكمية لتوضيح القوانين التي تحكم العشائر الطبيعية وحركتها . وعند وضع هذه النظرية ، لا بد أنها تطبق بدقة على العشائر الموجودة لكي ننتجاً ، على سبيل المثال ، بمراحلها التطورية ، أو استجاباتها لمتغيرات معينة في البيئة . وتُفَتِّق النظرية الحالية من مصادر عدة ، وربما معظم الناحية الأساسية فيها من أعمال فيشر R.A. Fisher وهالدين J.P.Haldane وسيوال رايت S.Wright . وهذه النظرية مازالت بعيدة عن المرحلة التي يمكن فيها استعمالها لعمل تنبؤات تفصيلية عن العشائر المركبة ، إلا أنها تخدم كدالة Function هامة حتى في أثناء تطورها ، فبمجرد أن تتكون أفكار نظرية جديدة ، فإنها تقترح طرقاً تجريبية جديدة لدراسة العشائر الطبيعية . والمعلومات الجديدة الناشئة من مثل هذه الدراسات تقترح بدورها تحولات في النظرية . ومعنى آخر ، تكون النظرية والتجربة متلازمتين بشدة في وراثة العشائر ، وغالباً أكثر وضوحاً عما في الوراثة الجزيئية والكروموسومية .

تعريف العشيرة Population :

يقصد بالعشيرة Population أي تجمع لكائنات حية - لذلك يمكن إطلاق لفظ عشيرة على مجموعة من الأشجار تنمو معاً في غابة أو على مجموعة من الأسماك تعيش في بحيرة أو مجموعة من ذباب الدروسوفيلا تعيش في منطقة معينة . . . الخ . وهم علم وراثت العشائر بدراسة الجينات في مختلف عشائر الكائنات الحية .

العشيرة المندلية Mendelian Population :

العشائر المندلية هي العشائر التي تتكون من افراد تتزاوج فيما بينها تزاوجا جنسيا عشوائيا Random mating ، أى أن فرصة التزاوج بين أى فرد وآخر تكون متساوية بالنسبة لبقية أفراد العشيرة . وطالما أن القوانين المندلية تنطبق على انتقال الجينات بين أفراد هذه العشيرة - فقد أطلق سيوال رايت S.Wright لفظ " عشيرة مندلية " على مثل هذه المجموعة من الأفراد وبناءً على ذلك يعتبر النوع Species هو أكبر العشائر المندلية ، إذ أن الحد الأقصى للتزاوج الخلطى هو النوع الواحد . فالنوع البشرى - مثلا - هو عشيرة كبيرة واحدة مقسمة إلى عشائر أصغر أو سلالات ، وهذه تنقسم بالتالى إلى تجمعات Groups ، أو مجموعات لغوية وقومية ودينية واقتصادية ، ويحدث بين أفراد كل مجموعة تزاوج أكثر ما بين أفراد كل مجموعتين . صلا حظ أن الكائنات التي تتكاثر لا جنسيا Asexually propagating لا تدخل ضمن العشائر المندلية . كما أن الكائنات التي تتزاوج ذاتيا - مثل نباتات القمح والشعير والبسلة - الخ - لا تعتبر عشائر مندلية - وذلك لعدم حدوث تزاوج عشوائى فيما بين افرادها .

العينة من العشيرة :

حيث أنه من الصعوبة إجراء التحليلات الاحصائية والوراثية على جميع أفراد عشيرة ما للتوصل الى الثوابت الحقيقية لها ، لذلك كان الاحتياج الى الحصول على الثوابت التقديرية للثوابت الحقيقية هو الامس فى تحديد السلوك الوراثى للعشيرة . وتتوقف دقة الثوابت التقديرية وتمثيلها لجميع أفراد العشيرة اصدق تمثيل ، على أخذ عينة عشوائية منها تمثل المجموع تمثيلا صادقا .

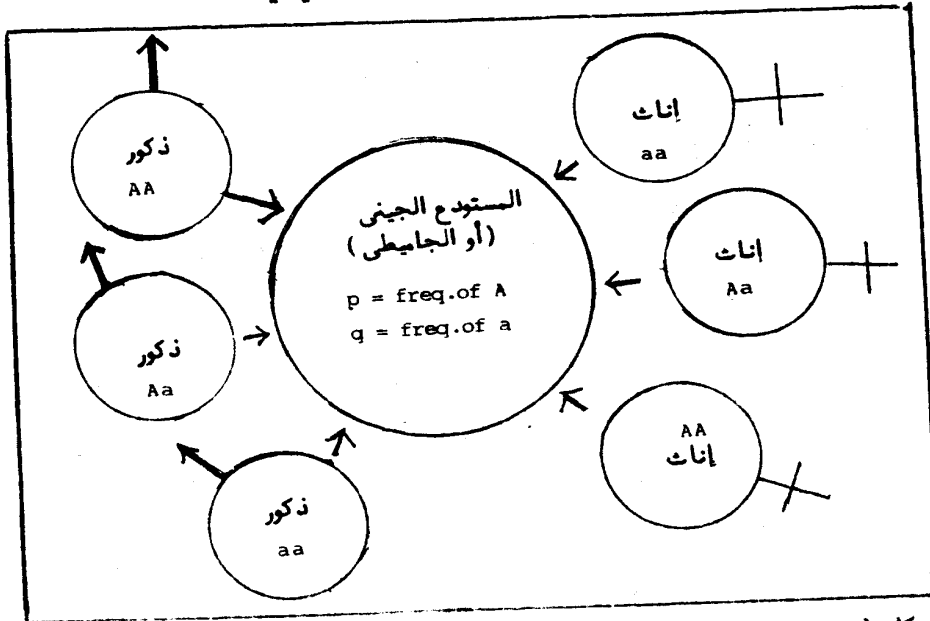
وللتوصل الى الاستدلالات عن خاصية العشيرة ، يجب أن تكون العينات مأخوذة منها بطريقة غير متحيزة unbiased .
ويقصد بالعينه العشوائية Random sample ، أن كل فرد في العشيرة له نفس الفرصة كأي فرد آخر أن يُنتخب كممثل للمجموع . بمعنى أنه يجب ألا يكون هناك تحيز في اختيار فرد معين دون الآخر ، لأنه اذا حدث ذلك فيكون الاختيار هنا مبنياً على تركيب وراثي معين ، وبالتالي تحدث زيادة في مثل هذا التركيب الجيني في أفراد العشيرة في الأجيال التالية .
لذلك فان مثل هذه العينات المتحيزة biased لا تمثل العشيرة تمثيلاً حقيقياً . وتجدر الملاحظة - عند أخذ أي عينة - أن جميع النظريات الرياضية المستعملة في الاحصاء الوراثي مبنية على أساس العينة العشوائية . كما أن الشرط الأساسي في تمثيل العشيرة المندلية هو تزاوج الأفراد تزاوجاً عشوائياً . وأخذ عينة من هذه العشيرة يجب أن يكون بدون تحيز لأي من الأفراد . فكلما قربت العينة من هذه الحالة كلما قربت النتائج من الحقيقة والتي تمثل العشيرة الأصلية أصدق تمثيل . ويختلف حجم العينة باختلاف نوع الكائن ، وكذلك تبعاً لعدة ظروف مثل :
(١) التكاليف . (٢) الدقة المطلوبة . (٣) حجم الكائن .
إلا أنه كلما زاد عدد أفراد العينة كانت النتائج أقرب إلى الواقع .

Gene pool :

المستودع الجيني

لو تخيلنا أن كل الجاميطات الناتجة من عشيرة مندلية هي عبارة عن خليط (من الناحية النظرية) لكل الجينات التي سوف ينشأ منها الجيل

التالى ، فإنه يمكن إطلاق لفظ " المستودع الجينى Gene pool على كل الجينات الموجودة فى الجاميطات التى يكونها أفراد العشيرة الناضجين جنسيا ، ذكورا وإناثا . وقد يستعمل المصطلح " المستودع الجاميطى Gametic pool " لنفس الغرض . ويعتبر المستودع الجينى للعشيرة هو المصدر الذى تؤخذ منه عينات عشوائية من الجاميطات لتكون زيجوتات الجيل التالى . ومن ثم فالعلاقة الوراثية بين جيل ما والجيل الذى يليه على مستوى العشيرة مشابهة تماما للعلاقة الوراثية بين أحد الأبوين ونسله . ولما كانت تكرارات الجينات فى الجيل الجديد ، سوف تتأثر الى حد ما ، بتكرارات نفس الجينات فى الجيل السابق ، فإنه يمكن القول أن تكرارات الجينات هى التى تتوارث فى العشائر ، أكثر من الجينات فى حد ذاتها . كما هو الحال فى الوراثة المندلية التقليدية .



شكل (١-١) : رسم تخطيطى يوضح المقصود بالمستودع الجينى .

الباب الثانى

قانون هاردى - فاينبرج

Hardy-Weinberg Law

المعاشرة المتزنة وقانون هاردى - فاينبرج :

تستمد نظرية وراثية المعاشرة جذورها من القاعدة التى وضعها كل من العالم الانجليزى هاردى " Hardy " والعالم الالمانى فاينبرج Weinberg كل على حده عام ١٩٠٨ ، حيث أنهما درسا سلوك الجينات فى المعاشرة النموذجية (وهى التى يقصد بها المعاشرة المندلية) ، والمعشيرة النموذجية لها خاصيتان أساسيتان ، نادرا ما توجدان فى المعاشرة الطبيعية Natural Populations وهما :

- (١) يفترض فى المعشيرة المندلية أن أفرادها تتزاوج فيما بينها عشوائيا .
- (٢) يفترض أن تكون المعشيرة كلها متوازنة وراثيا .

وكما سبق الذكر ، فالتزاوج العشوائى Random mating يعنى أن أى أنثى بالغة - بشرط أن تكون قادرة فسيولوجيا - لها فرصة متساوية لأن تتزاوج مع ذكر قادر فسيولوجيا داخل المعشيرة . ومعنى آخر يتم التزاوج بين أفراد المعشيرة دون تحيز بالنسبة للتركيب الوراثى Genotype أو المظهر Phenotype . وفى المعشيرة المتزنة وراثيا لا تتأثر تكرارات الجين Gene frequencies بواسطة أية ضغوط تطورية وتبقى كما هى ، أى أن أى جين فى المعشيرة لم يعد له أفضلية توافمية للبيئة السائدة عن غيره ، ولا توجد جينات فى المعشيرة تدخل فى تغيرات طفورية .

: Gene frequency

التكرار الجينى

كان الاعتقاد السائد بين علماء الوراثة المندلية أن الجينات

(الأليالات) السائدة أكثر تكرارا من الأليالات المتنحية وهذا الاعتقاد بنى على أساس أن الأليل السائد يتوارث مندليا بنسبة ٣ سائد إلى ١ متنحى . لكن فى الحقيقة كثيرا من الأليالات السائدة - كجين الأصابع القصيرة brachydactyly مثلا - يتواجد بتكرارات قليلة جدا فى العشائر الأدمية مما أعطى الدليل على أن الأليالات السائدة والأليالات المتنحية فى العشائر لا تتبع السلوك المندلى التقليدى ، ولكنها تتواجد بتكرارات ثابتة - تحت شروط معينة ، ومن ثم فتكرارات الجينات فى العشيرة لا تعتمد على السيادة dominance أو التنحي recessiveness .

وتختص قاعدة هاردى - فاينبرج بتكرارات كل من الأليالات والطُورُز الجينية genotypes الأصلية homozygous ، والخليطة heterozygous فى العشائر المندلية . وليس صحيحا أن الأليالات السائدة dominant تكون أكثر تكرارا ، والمتنحية recessive alleles تكون نادرة أو أقل تكرارا ، أو أن الأفراد ذوى المظهر المتنحى لا يسد وأن يظهرُوا فى العشائر بنسبة ٢٥% أو بأى نسبة معينة أخرى . ولقد بين هاردى وفاينبرج أن العشائر تحتوى على الصفات السائدة والمتنحية بأى نسبة ، ولقد وضعَا قانونهما الذى ينص على :

فى العشائر المندلية ذات التزاوج العشوائى وفى غياب القوى التى تغير من تكرارات الجين ، تميل التكرارات النسبية لكل أليل جينى أن تبقى ثابتة من جيل إلى جيل .

ونظرا لأهمية هذا القانون ، يجب أن نتفهم طريقة استخلاصه .
مقصد بالتكرار الجينى gene frequency بيان ما إذا كان جين معين نادراً أو موجوداً بكثرة فى العشيرة ، وذلك بالنسبة للأليالات الأخرى

الموجودة لنفس الجين في نفس العشيرة .

ثبات التكرار الجيني في العشيرة :

لقد أثبت كل من هاردي وفاينبرج عام ١٩٠٨ أن التكرارات الجينية في العشائر المندلانية ثابتة من جيل للذي يليه ، اذا توفرت في العشائر شروط معينة . ويمكن توضيح ذلك بالمثال التالي :

القدرة على تذوق المادة الكيميائية فينيل ثيوكارباميد (PTC) تعتمد في توارثها بين الآدميين على التفارق في جين واحد ذي أليلين (t, T) وأليل القدرة على التذوق (T) سائد على أليل عدم القدرة على التذوق (t) ، ومن ثم فالأفراد الخليطون Tt ذواقون مثل الأفراد (TT) بينما الأفراد (tt) هم غير الذواقين فقط . فلو فرض أننا اخترنا عشيرة أولية تتكون من عدد فرضي من كل تركيب وراثي (طراز جيني) ، فقد يطرح السؤال التالي نفسه :

ماذا سيكون تكرار هذه الجينات (الأليلات T ، t) بعد عدة أجيال ؟
فعلى سبيل المثال ، لو أننا وضعنا في جزيرة ما عدداً من الأطفال بالنسبة التالية :

$$TT \ 0.40 : Tt \ 0.40 : tt \ 0.20$$

فيكون التكرار الجيني في هذه العشيرة المتكونة من جديد هو :

$$T = 0.40 + 0.20 = 0.60$$

$$t = 0.20 + 0.20 = 0.40$$

أيضا دعنا نفترض أن عدد الأفراد في العشيرة كبير وأن القدرة على التذوق وعدم القدرة على التذوق لا تأثير لهما على : الحيمة (أو القابلية

للحياة) — الخصوبة — التجاذب بين الجنسين .

وعند ما يصل هو^{١٤} الأطفال إلى طور البلوغ فإن كلا من الطرفين سوف يختار قرينه عشوائيا بغض النظر عن قدرته على التذوق . والتزاوج يبين أى تركيبين وراثيين سوف يمكن التنبؤ به كلية على أساس تكرار تواجد كل منهما فى العشيرة . وكما هو موضح فى الجدول (١-٢) يمكن أن يحدث تسعة طُرُز للتزاوج منها ثلاثة عكسية لبعضها وهى : (٤٤٢) و (٢٤٣) و (١٤٦) ، وفى المجموع يوجد ٦ طرز مختلفة التوافق بين هذه الطرز الجينية وهذه سوف تعطى نسلا بالنسبة الموضحة فى الجدول (٢-٢) .

جدول (١-٢) : توافق طرز التزاوج العشوائي وتكراراتها النسبية في عشيرة

تحتوى على : 0.40 TT , 0.40 Tt , 0.20 tt

♂ ♀	TT 0.40	Tt 0.40	tt 0.40
TT 0.40	0.16 (1)	0.16 (2)	0.08 (3)
Tt 0.40	0.16 (4)	0.16 (5)	0.08 (6)
tt 0.20	0.08 (7)	0.08 (8)	0.04 (9)

TT x TT	(1)	= 0.16
TT x Tt	(2) + (4)	= 0.32
TT x tt	(3) + (7)	= 0.16
Tt x Tt	(5)	= 0.16
Tt x tt	(6) + (8)	= 0.16
tt x tt	(9)	= 0.04

Total

1.00

المجموع =

جدول (٢-٢) التكرارات النسبية لطرز النسل الناتجة من التزيجات
الموضحة في الجدول (١-٢) .

الآباء	تكرارات النسل	نسب النسل			تكرارات النسل		
		TT	Tt	tt	TT	Tt	tt
تكرار التزاوج طرز التزاوج							
TT x TT .16		(.16)			.16		
TT x Tt .32		$\frac{1}{2}$ (.32)	$\frac{1}{2}$ (.32)	-	.16	.16	
TT x tt .16			(.16)			.16	
Tt x Tt .16		$\frac{1}{4}$ (.16)	$\frac{1}{2}$ (.16)	$\frac{1}{4}$ (.16)	.04	.08	.04
Tt x tt .16			$\frac{1}{2}$ (.16)	$\frac{1}{2}$ (.16)		.08	.08
tt x tt .04				.04			.04
Total 1.00					0.36+0.48+0.16=1		

ما سبق يلاحظ أنه بالرغم من أن تكرارات التراكيب الوراثية قد تغيرت بواسطة التزاوج العشوائي، إلا أن التكرارات الجينية لم تتغير . فبالنسبة للآليل T، يكون تكراره الجيني = $0.36 + \frac{1}{4} (0.48) = 0.60$ ، وبالنسبة للآليل t، يكون تكراره الجيني = $0.16 + \frac{1}{4} (0.48) = 0.40$ ، وهي نفس التكرارات الجينية في العشيرة في الجيل السابق . وتحت هذه الظروف - ونفس النظر عن التكرارات الأولية للتراكيب الوراثية (الطرز الجينية) الثلاثة ، فإن التكرارات الجينية gene frequencies في الجيل التالي سوف تكون ماثلة لنفس التكرارات

• الجينية في جيل الآباء •

فعلى سبيل المثال ، لو كان الجيل الأساسى لهذه الجزيرة المعزولة يتكون من

تكرارات الطرز الجينية الثلاثة التالية : $0.25 TT, 0.70 Tt, 0.05 tt$

فان التكرار الجينى لـ T : $T = 0.25 + \frac{1}{2} (0.70) = 0.60$

والتكرار الجينى لـ t : $t = 0.05 + \frac{1}{2} (0.70) = 0.40$

وهى نفس التكرارات الجينية السابق ذكرها •

وبالرغم من تكرارات الطرز الجينية الجديدة ، فان النسل الناتج مرة أخرى

سوف يكون بالنسبة التالية : $0.36 TT : 0.48 Tt : 0.16 tt$

انظر الجدول (٣-٢) أى أن التكرارات الجينية هي :

$t = 0.40$, $T = 0.60$

جدول (٣-٢) : تكرارات النسل الناتج بواسطة التزاوج العشوائى فى

عشيرة تحتوى على تكرارات طرز جينية : $TT 0.25, Tt 0.70, tt 0.05$

الآباء		النسل		
التزاوج	التكرار	TT	Tt	tt
TT x TT	$0.25 \times 0.25 = .0625$	0.0625		
* TT x Tt	$0.25 \times 0.70 \times 2 = .3500$	0.1750	0.1750	
* TT x tt	$0.25 \times 0.05 \times 2 = .0250$		0.0250	
Tt x Tt	$0.70 \times 0.70 = .4900$	0.1225	0.2450	0.1225
* Tt x tt	$0.70 \times 0.05 \times 2 = .0700$		0.0350	0.0350
tt x tt	$0.05 \times 0.05 = .0025$			0.0025
	1.0000	0.3600	0.4800	0.1600

ويترتب على ذلك استنتاجان هامان :

(١) تحت ظروف التزاوج العشوائى (panmixis) - فى عشيرة كبيرة الحجم حيث تكون جميع الطرز الجينية (genotypes) متساوية فسى حيويتها فإن التكرارات الجينية فى جيل ما تتوقف على التكرارات الجينية للجيل السابق وليست على تكرارات الطرز الجينية genotypes لهذا الجيل السابق .

(٢) تكرارات الطرز الجينية التى تنتج تحت ظروف التزاوج العشوائى تتوقف فقط على التكرارات الجينية .

ما سبق يتضح أن الجينات هى الوحدات الثابتة فى العشيرة وليسست الطرز الجينية - ومن ثم فالتعامل معها يمكن من التنبؤ بتكرارات هذه الطرز الجينية فى الأجيال المستقبلية - بشرط عدم تدخل عوامل خارجية تغير من تكراراتها - وبشرط حدوث التزاوج العشوائى المطلق بين جميع الطرز الجينية .
وتمشياً مع مثالنا السابق ، فإنه يمكن التنبؤ بأن التكرار الجينى الأولى فى العشيرة سوف لا يتغير فى الجيل التالى أو فى الأجيال المتعاقبة .
كذلك فإنه بعد الجيل الأول من التزاوج العشوائى ، فإن تكرارات الطرز الجينية سوف تبقى ثابتة ، أى تصل إلى حالة الاتزان " Equilibrium " .

وهذا الاتزان للطرز الجينية ، والمبنى على تكرارات جينية ثابتة وتزاوج عشوائى يعرف " بقانون " هاردى - فاينبرج " للتوازن الوراثى فى العشائر المندلية Hardy - Weinberg Equilibrium .

وهو يعتبر النظرية الأساسية لعلم وراثة العشائر Population Genetics .
وفى الأجزاء التالية سوف نتناول هذا القانون عبر الأجيال المتتالية للعشيرة مستخدمين الطرق الرياضية البسيطة .

ويمكن وصف العلاقة بين التكرارات الجينية وتكرارات الطرز الجينية بأسلوب جبرى باستخدام قانون هاردي - فاينبرج كالتالى :

إذا فرضنا أن p تكرار جين معين فى عشيرة مندلية (وليكن T مثلاً) و q هى تكرار الأليله (وليكن t مثلاً) ، يترتب على ذلك أن

$$p + q = 1$$

ومن ثم فإن تكرارات التوازن للطرز الجينية يمكن حسابها من مفكوك المعادلة ذات الحدين وهى :

$$(p + q)^2 = p^2(TT) + 2pq(Tt) + q^2(tt)$$

فإذا كانت التكرارات الجينية لكل من T و t هى :

$$p = 0.6 \text{ و } q = 0.4 \text{ على التوالى ، فإن تكرارات التوازن للأطعم الجينية}$$

$$\text{سوف يكون : } (0.6)^2(TT) + 2(0.6 \times 0.4)(Tt) + (0.4)^2(tt)$$

$$= 0.36 TT + 0.48 Tt + 0.16 tt = 1$$

ويمكن تصوير هذه العلاقة من الجدول الشطرنجى (صفحة ٢٥) والذي تكون فيه تكرارات الطرز الجينية هى نتيجة للاتحاد العشوائى بين الأليلات الموجودة بتكرارات قدرها p ، q .

ويمكن الوصول الى نفس النتيجة باستخدام مفكوك المعادلة ذات الحدين :

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$$

وبناءً على ذلك فهأى قيم لكل من p و q وتحت ظروف التزاوج العشوائى ، فإن جيلًا واحدًا يكفى للوصول إلى حالة الاتزان لكل من التكرارات الجينية وتكرارات الطرز الجينية - ويستمر هذا التوازن حتى يحدث تغير فى التكرار الجينى .

تحديد تكرارات التراكيب الجينية في العشيرة Genotype frequencies

يقصد بذلك النسبة المئوية للتراكيب الوراثية الموجودة في العشيرة والخاصة بموقع جيني معين ، وهو يعطى وصفا للعشيرة .

مثال : التكرار النسبي للتراكيب الجينية لموقع وراثي وليكن A-a هو :

$$\begin{array}{ccc} \text{AA} & & \text{Aa} & & \text{aa} \\ 0.20 & + & 0.30 & + & 0.50 = 1.0 \end{array}$$

وعلى سبيل المثال ، لو أخذنا عينتين من الناس ، من القاهرة والاسكندرية لتحديد تكرار مجموعة الدم MN ، والتي يتحكم فيها أليلان السيادة بينهما مشتركة Codominance نجد انه يوجد ثلاث تراكيب وراثية هي : MM ، MN ، NN

فاذا كانت عينة القاهرة ٥٦٩ فردا ، وعينة الاسكندرية عدد ٦٧٦ فردا وكانت النسب المئوية للتراكيب الثلاثة هي :

القاهرة	١%	١٥,٥%	٨٣,٥%	١٠٠%	١ =
الاسكندرية	١٧%	٥١,٥%	٣١,٥%	١٠٠%	١ =

• يمكن القول بأن العشيرتين مختلفتان عن بعضهما أيضا في التراكيب الجينية ، كما أن كل عشيرة تختلف فيما بينها أيضا .

تحديد التكرار الجيني Gene frequency :

لتوضيح ذلك نسوق المثال التالي :

ذكر العالم " لاش " Lush " عام ١٩٤٧ ، أنه بفحص ٣٠٠٠ حيوان ناتجة من ١٠٠٠ (آباء) في ماشية الشورت هورن Shorthorn cattle في قطعان

بريطانية وكندية وأمريكية ، وجد أن نسبة الألوان بين هذا النسل هي :

٨٠٦ %	ذات لون أبيض	white	، تركيبها الوراثي	rr
٤٣٨ %	ذات لون طوبى	Roan	، تركيبها الوراثي	Rr
٤٧٦ %	ذات لون أحمر	Red	، تركيبها الوراثي	RR

ومثل هذه الألوان يمكن الحصول عليها من تزاوج آباء بيض اللون مع آخر حُمْر اللون ، وأن أفراد الجيل الناتج من هذا التزاوج تكون كلها طوبية اللون ، ويتزاوج هذه الأفراد الطوبية فيما بينها ، يحدث انعزال للمعامل الوراثية ، وتكون نسبة الأفراد فى النسل هي :

١ أحمر : ٢ طوبى : ١ أبيض

وحيث أن اللون الأبيض له التركيب الوراثي (rr) والأحمر (RR) والطوبى (Rr) ، فإذا فرضنا أن p تمثل التكرار الجينى للأليل R وأن ٢١٩ % من العوامل الوراثية فى الأفراد الخليطة (Rr) وهى أيضا نتيجة للأليل R

$$٠.٦٩٥ = ٢١٩ + ٤٧٦ = R \text{ تكرر}$$

أما بالنسبة للأليل r المسبب للون الأبيض ، نجد تكراره فى هذه المجموعة هو :

٢١٩ % من الأليلات فى الحيوانات طوبية اللون

٨٠٦ % من الأليلات فى الحيوانات بيض اللون

$$٠.٣٠٥ = \text{وهو تكرار الأليل } r \text{ ، ونفرض أنه } q$$

وقد حُلل " لاش Lush " هذه الألوان إحصائياً ، وقارن النسب

الحقيقية الموجودة بين أفراد القطعان المختلفة والنسبة المتوقع الحصول عليها ، ووجد أنه لا يوجد فرق ملحوظ بين النسبتين (المشاهدة والمتوقعة) في حالتى اللون الأبيض والأحمر ، لكنه وجد فرقا ملحوظا في حالة الافراد طوية اللون ، كما هو موضح في الجدول التالى :

جدول (٢-٤) : النسب الحقيقية والمتوقعة في توزيع الالوان الثلاثة الماشية الشورتھون .

اللون	النسبة الحقيقية %	النسبة المتوقعة %	الفرق
أحمر RR	٤٧,٦	٤٨,٣	- ٠,٧
طوى Rr	٤٣,٨	٤٢,٤	+ ١,٤
أبيض rr	٨,٦	٩,٣	- ٠,٧

يمكن تحليل الحصول على مثل هذا الفرق الملحوظ إلى أن مربى الحيوانات يفضلون اللون الطوى على الألوان الأخرى ، أى أن المربين يقومون باجترار انتخاب مستمر للأفراد طوية اللون .

وإذا فرض أن عدد الأفراد في عينة من عشيرة حيوانية هو (N) وأن عدد الأفراد ذوى التركيب السائد الأصيل في هذه العينة هو (D) ، وأن عدد الأفراد خليطى التركيب الوراثى هو (H) وعدد الأفراد ذوى التركيب الوراثى المتنحى هو (R) ، فبناءً على ذلك يمكن تمثيل هذه المجموعة كالآتى :

$$\begin{array}{ccccccc} \text{التركيب الوراثى} & & & & & & \\ AA & & Aa & & aa & & \\ D & + & H & + & R & = & 1 \end{array}$$

ونظرا لوجود أليلين اثنين فقط لهذا الموقع الوراثي ، فإنه يلا حفظ وجود ثلاثة تراكيب وراثية ، ولحساب تكرار كل من الأليلين a و A ، يلا حفظ أن كل فرد تركيبه الوراثي AA يحمل الأليلين من A ، وأن كل فرد تركيبه الوراثي Aa ، يحمل في تركيبه الوراثي الأليل A والأليل a ، لذلك يمكن القول بأن التكرار الجيني للأليل A بين هذه الأفراد هو :

$$p = \frac{2D + H}{2N} \quad \text{or} \quad p = \frac{D}{N} + \frac{1}{2} \frac{H}{N}$$

وأن التكرار الجيني للأليل a هو :

$$q = \frac{2R + H}{2N} \quad \text{or} \quad q = \frac{R}{N} + \frac{1}{2} \frac{H}{N}$$

وتحت التزاوج العشوائي لا بد وأن يكون مجموع التكرار الجيني لكل من A و a مساويا واحدا صحيحا .

فاذا فرضنا أن التكرار الجيني للأليل A هو p ، وأن التكرار الجيني للأليل

$$\therefore p + q = 1 \quad \text{a هو } q$$

يمكن توضيح ذلك من المثال التالي :

في قطيع من الحيوانات ذات التراكيب الجينية المختلفة ، وجدت النسب

المجموع	AA D	Aa H	aa R
100 % = 30 %		60 %	10 %

فيمكن حساب التكرار الجيني كالآتي :

$$\begin{array}{lcl} A \text{ تكرار} & = & (30 \times 2) + (60) = 120 \\ a \text{ " } & = & 60 + 20 = 80 \\ & & \hline & & 200 \end{array}$$

• تكرار الجينات في هذه العشيرة هو :

$$p = A = \frac{120}{200} = 0.60 = A \quad \text{تكرار الأليل}$$

$$q = a = \frac{80}{200} = 0.40 = a \quad \text{تكرار الأليل}$$

$$p + q = 0.60 + 0.40 = 1.00$$

عرض القانون جبريا :

يمكن حساب التكرار الجيني بطريقة جبرية من مفكوك المعادلة ذات الحدين كالآتي :

إذا أخذنا في الاعتبار موقعاً جينياً واحداً في عشيرة مندلية ، فإنه يمكن تحديد تكرار الأليلات في ذلك الموقع في العشيرة . ومرة أخرى نفرض وجود الأليلين A و a ، فإذا رمزنا لتكرار A بالرمز p ولتكرار a بالرمز q ، فمن المنطقي أن مجموع $(p + q = 1)$. ونفرض أن العشيرة نموذجية والتزاوج عشوائي ، فإنه يمكن اعتبار أن جميع الجاميطات فيها تكون مستودعاً واحداً Gene pool ، وأن تكرار الأليلات المختلفة تمثل احتمالات . وبناءً على ذلك فإن p تدل على احتمال " سحب " جاميطة حاملة للأليل A في عينة عشوائية من المستودع الجاميطي ، و q تدل على احتمال " سحب " جاميطة حاملة للأليل a .

وعندما نأخذ في الاعتبار احتمال سحب جاميطين معينتين سواء أي احتمال أن تتحد لتكونا زيجوتاً ، ففي هذه الحالة نضرب احتمالات الأحداث البسيطة المستقلة للحصول على الاحتمال المركب . وبناءً على ذلك ، إذا كانت p هي احتمال اشتراك أي جاميطة A في إخصاب معين ، فإن احتمال تكون فرد أصيل AA يساوي $p \times p = p^2$ ، وبفسح الطريقة ، فإن احتمال تكون فرد أصيل aa هو مضروب $q \times q = q^2$. وأخيراً يكون احتمال تكون فرد خليط Aa يساوي

أو $q \times p$ $q \times p = pq + qp = 2pq$ ، وهذه العلاقات مبينة بطريقة أكثر وضوحاً في الرسم التالي :

		جاميطات مؤنثة ♀	
		P(A)	q(a)
♂ جاميطات مذكرة	p(A)	$p^2(AA)$	$pq(Aa)$
	q(a)	$pq(Aa)$	$q^2(aa)$

أي أن

$$p^2(AA) + 2pq(Aa) + q^2(aa) = 1$$

$$p(A) + q(a) = 1$$

عناصر توازن هاردي - فاينبرج • ضرب تكرارات الجاميطات

مع بعضها للتنبؤ بتكرارات التراكيب الجينية في الجيل التالي • ولا بد أن يكون المجموع الكلي لها مساوياً واحداً صحيحاً

يمكن تلخيص ما سبق جبرها فيما يلي :

p^2	=	AA	تكرار الأفراد الأضيلة
$2pq$	=	Aa	تكرار الأفراد الخليطة
q^2	=	aa	تكرار الأفراد الأضيلة

وفي جميع الأحوال لا بد أن المجموع الكلي يساوي واحداً صحيحاً ،

أى أن : $\sqrt{(p+q)^2} = 1$ ، $p^2 + 2pq + q^2 = 1$ ،
 ما سبق يلاحظ أن المعادلة $(p^2 + 2pq + q^2)$ هي التعبير
 الجبرى عن مفكوك المعادلة ذات الحدين ، وتطبيقها فى علم وراثية العشائر
 يعرف بقانون "هاردى هاينبرج" ، وهى تيسر لنا كيفية حساب تكرار أليلات
 الجين فى العشائر النموذجية .

والمثال التالى يوضح لنا كيفية حساب التكرار الجينى بالطريقة الجبرية :
 إذا فرضنا أنه فى عشيرة آدمية متزنة والتزاوج فيها عشوائى ، وجد أن ٣٦%
 من الأشخاص غير ذواقين و ٦٤% ذواقون لمادة الفينيل ثيوكراميد (PTC) ،
 وهى مادة تكون شديدة المرارة لدى بعض الأشخاص ، ولا يشعر بمذاقها
 أشخاص آخرون ، والقدرة على التذوق T سائدة على عدم التذوق t ، وحيث
 أن الناس عادة لا يشعرون بقدرتهم على تذوق أو عدم تذوق هذه المادة ،
 فليس منهم من يختار قرينه تبعاً لمقدرته (أولمقدرتها) على تذوق هذه
 المادة . لذلك تجرى الزيجات عن طريق الصدفة ، وتعتبر العشيرة فيما
 يتعلق بهذه الصفة عشوائية التزاوج .

وبناءً على ذلك يمكن حساب التكرار الجينى كالتالى :

(١) حيث أن الأفراد غير الذواقين لا بد أن يكونوا أصيلين (tt) ،
 . . . يكون تكرار التركيب الوراثى $tt = ٣٦\% = ٠.٣٦$.

(٢) . . . الأفراد الذواقين قد يكونوا إما TT أو Tt ، أو كليهما ،
 . . . مجموع تكرار TT و Tt $= ١ - ٠.٣٦ = ٠.٦٤$.

(٣) وحيث أنه من المعادلة :

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

$$\therefore q^2 = aa = 0.36$$

$$\therefore q = \sqrt{q^2} = \sqrt{0.36} = 0.6$$

(٤) وحيث أنه من المعادلة :

$$p + q = 1$$

$$\therefore p = 1 - 0.6 = 0.4$$

$$\therefore p^2 = TT = 0.4 \times 0.4 = 0.16$$

وهو تكرار الأفراد الأصلية TT 16%

(٥) تكرار الأفراد الخليطة

$$2pq = Tt$$

$$\therefore 2pq = 2 \times 0.6 \times 0.4 = 0.48$$

ذواتيين = 48 %
ويمكن تلخيص ذلك كالآتي :

التركيب الوراثي	TT	Tt	tt
	p^2	$2pq$	q^2

16% التكرار	48%	36% = 100% = 1
-------------	-----	----------------

ولكن ماذا يكون من أمر هذه العشيرة في الجيل التالي ؟ دعنا نأخذ في الاعتبار ثانية تكرار الجاميطات في المستودع الجيني Gene pool . فعلى فرض أن كل فرد يعطى نفس العدد من الجاميطات الفعالة ، وأن الأصل TT يعطى جاميطات T فقط ، والأصل tt يعطى جاميطات t فقط ، بينما يعطى الخليط Tt طبقا لقانون مندل الأول عددين متساويين من الجاميطات T و t .
فتبعاً لذلك يكون تكرار الأليلين T و t في المستودع الجيني هو :
 $T = 0.16 + (0.24 \times 2) = 0.64$ (من الأليلين TT)
 $t = 0.36 + (0.24 \times 2) = 0.84$ (من الأليلين tt)

وهكذا يكون تكرار كل من T و t بين الجاميطات التى ستكون الجيل
التالى مساويا لتكرارهما فى الجيل السابق . ويكون تركيب العشيرة فى كل
من الجيل الاول والثانى والافعال التالية كالآتى :

٦ (ر) TT (ذواتون) + Tt (ذواتون) + tt (غير ذواتين)

ما سبق يتضح أن الخاصية الأساسية للعشيرة النموذجية (المندلية) هى :
" بغض النظر عن النسب الخاصة بتراكيب وراثية معينة فى عشيرة ما ، فإن
التراكيب الوراثية فى الجيل التالى ، وما يعقبة من أجيال لا بد أن تتبع توزيع
هاردى — فاينبرج ، بشرط أن يكون كلا الجنسين ممثلا بالتساوى " .
يمكن توضيح ذلك من المثال التالى :

إذا كان جيل البداية يتكون من ٧٠٠ فرد AA و ٣٠٠ فرد aa ، فإن
تكرار التراكيب الوراثية الأولية يكون : $AA = 0.7$ و $aa = 0.3$ وكذلك
تكون التكرارات الأولية للآليات $A = 0.7$ و $a = 0.3$ ، وفى غياب القوى
التي تغير تركيب العشيرة وعند ما يحدث التزاوج العشوائى ، ويتكون مستودع
جاميطى مشترك ، فإن p ستظل تساوى 0.7 ، و $q = 0.3$ أيضا . والآن
إذا طبقنا قاعدة هاردي — فاينبرج ، فإننا نتوقع أن يكون :

$p^2 = 0.7 \times 0.7 = 0.49$	AA	تكرار التركيب الوراثى
$q^2 = 0.3 \times 0.3 = 0.09$	aa	تكرار التركيب الوراثى
$2pq = 2 \times 0.7 \times 0.3 = 0.42$	Aa	تكرار التركيب الوراثى
----- 1.00		
المجموع		

وهى تكرارات التراكيب الوراثية فى الجيل التالى لجيل البداية . فإذا

حسبنا التكرار الجينى (الالىلى) فى هذا الجيل ، وهو كما يلى :

$$\text{تكرار } A = \frac{1}{2} (0.42) + 0.49 = 0.70$$

$$\text{تكرار } a = \frac{1}{2} (0.42) + 0.09 = 0.30$$

نجد أن هذه التكرارات هى نفس التكرارات فى جيل البداية الاصلى .
 بمعنى آخر طالما أن العشيرة متزنة وراثيا وتتزاوج عشوائيا ، وطالما أن
 العينات من المستودع الجامطى تؤخذ عشوائيا ، فإن التكرارات الالىلية
 ، وكذلك تكرارات التراكيب الوراثية لا يمكن أن تزيد أو تنخفض من جيل للذى
 يليه بل تظل ثابتة . وأي عشيرة نموذجية (مندلية) لا يحدث بها تغيرات
 فى تكراراتها الالىلية أو تكرارات تراكيبها الوراثية من جيل للذى يليه . وعلى
 العكس من ذلك ، فإن التغيرات تلاحظ عند دراسة العشائر الطبيعية
 خلال سلسلة من الأجيال . ولتحديد ما إذا كانت أخطاء أخذ العينات من
 العشيرة هى المسؤولة عن هذه التغيرات ، يجرى اختبار مربع كاي (χ^2)
 لمقارنة التكرارات المتوقعة مع الملاحظة ، وتحديد درجة معنية الانحرافات .
 فإذا كانت هذه الانحرافات غير جوهرية كانت العشيرة متزنة ، أما إذا كانت
 الانحرافات جوهرية فإن النظرية لا تنطبق على العشيرة موضع الدراسة . وتنشأ
 الانحرافات الجوهرية عن الحالة النموذجية لأسباب هى :

- (١) التزاوج فى العشيرة لا عشوائى .
 - (٢) قد تكون العشيرة غير متزنة وراثيا .
 - (٣) العشيرة لا عشوائية التزاوج وغير متزنة وراثيا فى نفس الوقت .
 - (٤) صغر حجم العينة المأخوذة من العشيرة .
- يجب ملاحظة أن قانون هاردي - فاينبرج ، قد بنى على أساس أننا نتعامل

مع عشيرة تتوفر بها الشروط التالية :

- (١) كبير حجم العشيرة للدرجة التى تسمح بإهمال أخطاء العينات.
- (٢) اختيار كل من الزوجين لقرينه بطريقة عشوائية.
- (٣) طفور الجينات فى الاتجاه المباشر أو العكس نادر الحدوث.
- (٤) تساوى جميع التراكيب الوراثية فى درجة حيويتها ومعدلات تناسلها.
- (٥) يجب أن تنعزل الجينات انعزالا عاديا أثناء تكوين الجاميطات.
- (٦) يجب أن تكون التكرارات الجينية متماثلة فى كل من الذكور والاناث.

تعريف التكرار الجينى لآليل معين :

التكرار الجينى لآليل ما وليكن A فى عشيرة من العشائر ، هو النسبة المئوية لكل الجينات التى من النوع A بين كل الجينات الشاغلة لموقع جينى معين . ومن ذلك نجد أن مجموع التكرارات الجينية فى موقع جينى معين لا بد وأن تساوى واحدا صحيحا .

مما سبق يمكن حساب التكرار الجينى فى عشيرتى القاهرة والاسكندرية بالنسبة لمجموعات الدم M-N والتى سبق ذكرها ، كما يلى :

مجموعة الدم	M	MN	N
المجموع	MM	MN	NN
عشيرة القاهرة	٠,٨٣٥	٠,١٥٦	٠,٠٠٩ = ١ -
عشيرة الاسكندرية	٠,٣١٢	٠,٥١٥	٠,١٧٣ = ١ -

$$\begin{aligned} p &= D + \frac{1}{2} H \\ q &= Q + \frac{1}{2} H \end{aligned} : \text{التكرار الجيني لعينة الدم فى عشيرة القاهرة}$$

$$\begin{aligned} P &= 0.835 + (0.156) \frac{1}{2} = 0.912 \\ q &= 0.009 + (0.156) \frac{1}{2} = 0.087 \end{aligned}$$

$$\text{المجموع} = 1.000$$

التكرار الجيني لعينة الدم فى عشيرة الاسكندرية:

$$\begin{aligned} p &= D + \frac{1}{2} H = 0.312 + \frac{0.515}{2} = 0.570 \\ q &= Q + \frac{1}{2} H = 0.173 + \frac{0.515}{2} = 0.430 \end{aligned}$$

$$\text{المجموع} = 1.000$$

ما سبق يلاحظ أنه عند مقارنة العشائر على مستوى الوحدات الوراثية الدائنة وهى الجينات فإن هذه المقارنة قد أظهرت وجود اختلافات فى تكرارات الجينات. وهكذا يمكننا الاعتماد على هذه الجينات لأنها دائنة فى العشيرة ، كما يمكننا حساب تكرارات هذه الجينات فى الاجيال المتتالية ، ولكن لا يمكن حساب تكرارات نفس التراكيب الجينية فى هذه الاجيال المتعاقبة .

التكرار الجيني والتكرار المظهري :

- يمكن حساب تكرار أليل فى المستودع الجيني لأى عشيرة مندلية من التكرار الواقعى
 لطرز ملهربية معينة . فإذا عرف فى عشيرة ما تكرار الفئة المتنحية الاضليسة (aa)
 double recessive ، فإنه يمكن حساب تكرار الأليل المتنحى . مثلاً وجد أن ٧٠٪

من عشيرة الأمريكين البيض ذواتون لمادة PTC و ٣٠٪ غير ذواتين ، ومن ذلك يكون تكرار الفئة المظهريّة الأصلية للمتحمي (tt) هو :

$$t = (1-p)^2 = 0.30$$

وبناءً على ذلك يكون تكرار t هو :

$$t = \sqrt{(1-p)^2} = 1-p = \sqrt{0.30} = 0.55 = q$$

وحيث أنه يوجد اليلان فقط لهذا الجين ، فيكون تكرار الأليل السائد T

$$p = 1 - 0.55 = 0.45 \quad \text{وهو } p \text{ يساوي :}$$

وبناءً على ذلك :

* يجب أن يكون تكرار الأفراد الذواتين الأصليين TT في العشيرة هو

$$p^2 = (0.45)^2 = 0.2025 \quad \text{حوالي ٢٠٪}$$

كما يجب أن يكون تكرار الأفراد الذواتين الخليطين ، والذين لا يمكن تمييزهم مظهرياً من الأصليين هو :

$$2pq = 2 \times 0.55 \times 0.45 = 0.4950$$

أي حوالي ٤٩٪ .

وبلا حظ عند مقارنة العشائر على مستوى الوحدات الوراثية الدائمة وهى الجينات ، أظهرت هذه المقارنة وجود اختلافات في تكرارات الجينات ، وهكذا يمكننا الاعتماد على هذه الجينات لأنها دائمة في العشيرة — كما يمكننا حساب تكرارات هذه الجينات في الأجيال المتتالية لكن لا يمكن حساب تكرارات نفس التراكيب الجينية في هذه الأجيال المتتالية .

ويمكن أيضاً إثبات أن $p = q = 1$ بالمثل التام :

في قطيع من الحيوانات ذات التركيب الجيني المختلف وجدت النسب التالية :

مجموع الافراد

	AA	Aa	aa
	D	H	R
٤٠ =	٣	١٢	٢٥

بتطبيق المعادلات السابقة نجد أن

$$p + q = 1$$

$$p = 0.2 = \frac{1+2}{10} = A \quad (\text{الليل})$$

$$q = 0.8 = \frac{1+25}{40} = a \quad (\text{للليل})$$

$$1 = 0.2 + 0.8$$

توضح الطريقة السابقة كيفية حساب التكرار الجيني في حالة السيادة غير التامة أو الموزاكية . أما في حالة السيادة التامة والتي فيها يكون التركيب الوراثي الخليط مشابها في المظهر للتركيب الوراثي السائد الاصيل فيمكن حساب التكرار الجيني في المعشيرة من المثال التالي :

من المعروف أنه في ماشية الفريزيان والأبردين أنجس ذات اللون الأسود يوجد منه غالبا فرد أحمر اللون وذلك بعدد واحد لكل ١٠٠ أو ٢٠٠ من الأفراد النقية في اللون الأسود . وبالتحليل الوراثي يلاحظ أن اللون الأسود صفة سائدة على اللون الأحمر . معنى ذلك أن التركيب الجيني للأفراد سود اللون هو BB والحمر bb وأن الأفراد الخليطة Bb لكها أيضا ذات لون أسود ولا يمكن مظهرها التمييز بين الأفراد BB , Bb

فإذا فرض أن نسبة العامل الوراثي للون الأسود B هو p فلا يمكن بأي حال من الأحوال إيجاد نسبة توزيع هذا الجين بإضافة الأفراد المتماثلة إلى نصف عدد الأفراد غير المتماثلة (كما هو الحال في ماشية الشورتهورن

حيث أنه في هذه الحالة لا يمكن تمييز BB عن Bb لأن كليهما أسود .
 وإذا فرض أن التزاوج بين الآباء يتم بطريقة عشوائية وأن التركيب الجيني
 لهذه الآباء هو $Bb \times BB$ فإنه يمكن الحصول على نسبة $(1 - q^2)$ للجين
 B إذا عرفنا أن نسبة العجول المولودة ذات اللون الأحمر هي $(1 - q^2)$
 فإذا فرض أن كانت هذه النسبة هي 1 في كل ٢٠٠ عجل فإن توزع العامل
 b (للون الأحمر) =

$$\frac{1}{14} = \sqrt{\frac{1}{200}}$$

وبناءً على ذلك يكون التوزيع التكرارى

$$q = \frac{13}{14} = \frac{1}{14} - \frac{14}{14} = B \text{ العامل}$$

نسبة الافراد الخليطة $2pq = Bb$

$$\frac{1}{8} = \frac{1}{14} \times \frac{13}{14} \times 2 =$$

أى أن كل ٨ عجل سود يكون بينها عجل واحد خليط فقط .

العلاقة بين التوزيع التكرارى للجينات والتزاوج العشوائى :

يقصد بالتزاوج العشوائى أن يتم تزاوج الذكور مع الانثى التى يختارها
 بنفسه دون أى تدخل من المربي - ويحدث مثل هذا التزاوج بين أفراد أى
 عشيرة طبيعية . فإذا حدث مثل هذا التزاوج بين أفراد تركيبها الوراثى
 ونسبها كالتالى :

$$AA (D) : Aa (H) : aa (R)$$

فيكون التركيب الوراثى لأفراد النسل الناتجة عن هذا التزاوج هو :

♂ ♀	(D) AA	(H) Aa	(R) aa
(D) AA	D ²	DH	DR
(H) Aa	HD	H ²	HR
(R) aa	RD	RH	R ²

أى أن المجموع الكلى للنسل باعتباره واحد صحيح :

$$D^2 + 2HD + 2RD + H^2 + 2RH + R^2 = 1$$

ومثل هذه النسبة تكون صحيحة إذا كانت الأفراد فى العشيرة - تحت الدراسة - كثيرة العدد ، أى أن التكرار الجينى لجين معين لا يمكن دراسته إلا إذا توفرت أعداد كافية من الحيوانات أو النباتات المرغوب دراستها .
الاتزان فى العشائر الكبيرة المتزاوجة عشوائيا :

Equilibrium in large random mating populations

(قانون هاردي - فاينبرج Hardy - Weinberg law)

إذا فرض وجود عشيرة يتم التزاوج بين أفرادها عشوائيا معى مثل هذه الحالة نعرض أن التكرار الجينى للآليل A هو q وللآليل a هو p - وبذلك يكون توزيع مثل هذه الجينات هو :

$$\begin{array}{ccc} AA & Aa & aa \\ q^2 & 2pq & p^2 \end{array}$$

فإذا تزاوجت هذه الأفراد عشوائيا ، فإن نسبة التراكيب الجينية المختلفة فى الجيل التالى لا بد وأن تساوى تماما النسبة الموجودة فى جيل الآباء - ويعرف ذلك باسم قانون (هاردي - فاينبرج) . ويتوفر الغرض السابق ذكرها ،

يمكن اثبات هذا القانون كالآتي :

♀ ♂	AA (q) ²	Aa (2pq)	aa (p) ²
AA (q) ²	q ⁴	2pq ³	p ² q ²
Aa (2pq)	2pq ³	4p ² q ²	2p ³ q
aa (p) ²	p ² q ²	2p ³ q	p ⁴

ما سبق يلاحظ وجود ٦ تراكيب وراثية مختلفة وأن نسبة الأفراد الناتجة عن مثل هذا التزاوج يمكن توضيحها كالآتي :

طرز التزاوج	نسبة التزاوج	تكرار توزيع النسل		
		AA	Aa	aa
AA x AA	q ⁴	q ⁴	-	-
AA x Aa	4q ³ p	2q ³ p	2q ³ p	-
Aa x Aa	4q ² p ²	q ² p ²	2q ² p ²	q ² p ²
AA x aa	2q ² p ²	-	2q ² p ²	-
Aa x aa	4qp ³	-	2q ² p ²	2pq ³
aa x aa	p ⁴	-	-	p ⁴
Total	1.00	q ²	2pq	p ²

وقد سبق القول أن مجموع كل من p و q تساوى واحداً صحيحاً - كذلك يمكن القول أن : $q^2 + 2pq + p^2 = 1$

ومن البيانات السابقة يمكن ملاحظة أن مجموع كل من $q^2 = Aa$ و $2pq = aa$ و $p^2 =$ كليه يساوى الواحد الصحيح .

مما سبق يمكن ملاحظة :

أولاً : أن حالة الاتزان مستمرة تحت التزاوج العشوائى مستمر هذا الاتزان فى الطبيعة فى حالة العشائر كبيرة العدد ، والمتزاوجة عشوائياً ، وأن نسبة التراكيب الوراثية المختلفة فى هذه العشيرة تظل ثابتة دون تغيير من جيل لآخر .

ولإثبات ذلك ندرس المثال التالى :

عشيرة تتكون من الأفراد الآتية والى نسبة كل تركيب جينى فيها هى :

AA 2Aa aa
٠.٠٤ ٠.٣٢ ٠.٦٤

يمكن إثبات أن مثل هذه العشيرة فى حالة الاتزان كالاتى :

	AA q^2 ٠.٠٤	2 Aa 2 pq ٠.٣٢	aa p^2 ٠.٦٤
AA (q^2) ٠.٠٤	$q^4 = ٠.٠١٦$	$2pq^3 = ٠.٠١٢٨$	$p^2 q^2 = ٠.٠٢٥٦$
2Aa (2pq) ٠.٣٢	$2pq^3 = ٠.٠١٢٨$	$4p^2 q^2 = ٠.١٠٢٤$	$2p^3 q = ٠.٠٢٥٦$
aa (p^2) ٠.٦٤	$p^2 q^2 = ٠.٠٢٥٦$	$2p^3 q = ٠.٠٢٥٦$	$p^4 = ٠.٠١٦$

يتضح من البيانات السابقة وجود ٦ تراكيب وراثية مختلفة بين ال ٩ تراكيب الموجودة في الجدول وتكون التراكيب الوراثية لآباء هذه الأفراد هي :

التركيب الجيني للآباء			نسبة التزاوج Frequency of mating	طراز التزاوج Type of mating
aa	Aa	AA		
		$= q^4$	$0.0016 = q^4$	AA x AA
	$= 2q^3 p$	$= 2q^3 p$	$0.0256 = 4q^3 p$	AA x Aa
$= q^2 p^2$	$= 2q^2 p^2$	$= q^2 p^2$	$0.0144 = 4q^2 p^2$	Aa x Aa
	$= 2p^2 q^2$		$0.0144 = 2p^2 q^2$	AA x Aa
$= 2qp^3$	$= 2qp^3$		$0.0416 = 4qp^3$	Aa x aa
$= p^4$			$0.0416 = p^4$	aa x aa
$0.064 = p^2$	$0.32 = 2pq$	$0.04 = q^2$	1.0000	المجموع

من ذلك يتضح أن : $p^2 + 2pq + q^2 = 1$
طريقة مبسطة لاثبات القانون :

ويمكن وضع القانون السابق شرحه في وضع آخر ، وهي أن تكون المجموعة في حالة اتزان جيني إذا كانت نسبة الأفراد الخليطة (H) إلى الجذر التربيعي لحاصل ضرب كل من نسبة الأفراد الأصلية (R) و (D) مساويا ل ٢ ويتضح ذلك من المثال السابق .

$$\frac{H}{\sqrt{D \times R}} = 2$$

أى أن :

$$0.32 = \frac{0.32}{\sqrt{0.16 \times 0.4}} = \frac{0.32}{\sqrt{0.064}} = \frac{0.32}{0.253} = 1.26$$

وبذلك يمكن القول أنه في حالة الاتزان الجيني للعشيرة وسهما كانت قيمة كل من p و q فلا بد أن تكون النسبة المتحصل عليها من المعادلة السابقة تساوى ٢

كما يمكن وضع المعادلة السابقة في صورة أخرى وهى :

$$H^2 = 4 \times RD$$

أى أن :

$$(0.32)^2 = 4 \times (0.16 \times 0.4) \quad \text{أى مربع تكرار الأفراد الخليطة}$$

$$= 4 \times \text{أعضاء تكرار الأصيل} \times \text{الأصيل}$$

$$\text{أى أن : } 0.1024 = 0.1024$$

ملحوظة : يجب ملاحظة أن نسبة الأفراد غير المتماثلة (الخليطة) فى التركيب الوراثى لجميع الأفراد المتزاوجة عشوائيا لا يمكن أن تزيد عن ٥٠% . ويمكن تلخيص ما سبق ذكره فى أن مثل هذه النظرية تقول أن أفراد أى عشيرة ذات تركيب جينى aa و Aa و AA ونسبة ذلك هو : p^2 و $2pq$ و q^2 على التوالى - يكون مجموع هذه النسب واحداً صحيحاً ويبقى ذلك ثابتاً فى الأجيال المتعاقبة إذا تزاوجت هذه الأفراد عشوائيا .

ثانيا : القاعدة الثانية في هذه النظرية تقول أن حالة الاتزان يمكن الوصول إليها بعد جيل واحد إذا كان التزاوج عشوائيا بغض النظر عن نسبة التراكيب الوراثية في مجموعة الأفراد الأصيلة . ولهذا الفرض وتطبيقا لذلك إذا وُجِدَ عشيرة تركيبها الوراثي كالآتي :-

نسبة التراكيب الوراثية :
 $AA = 0.1$ $Aa = 0.2$ $aa = 0.7$
 وبناء على ذلك فإن :
 $q = 0.2$
 $p = 0.8$

ونسبة التزاوج تكون كالآتي :

	AA 0.1	Aa 0.2	aa 0.7
AA (0.1)	0.01	0.02	0.07
Aa (0.2)	0.02	0.04	0.14
aa (0.7)	0.07	0.14	0.49

وتكون نسب النسل الناتج في الجيل التالي كما هو موضح في الجدول المبين في الصفحة التالية :

الابناء (النسل)			النسبة	التزاوج
AA	Aa	aa		
٠.٠١	—	—	٠.٠١	AA x AA
٠.٠٢	٠.٠٢	—	٠.٠٤	AA x Aa
٠.٠١	٠.٠٢	٠.٠١	٠.٠٤	Aa x Aa
—	٠.١٤	—	٠.١٤	AA x aa
—	٠.١٤	٠.١٤	٠.٢٨	Aa x aa
—	—	٠.٤٩	٠.٤٩	aa x aa
٠.٠٤	٠.٣٢	٠.٦٤	١.٠٠	المجموع

وبذلك يمكن مشاهدة أن أفراد نسل هذه المجموعة في حالة اتزان وهذه تبقى ثابتة في الأجيال التالية .
وهناك طريقة مبسطة أو مختصرة يمكن عن طريقها الوصول إلى نفس النتائج :

إذا فرض وجود مجموعة من الأفراد تراكيبها الوراثية هي AA, Aa, aa وأن نسبة هذه التراكيب هي ٠.٧٠ : ٠.٢٠ : ٠.١٠ على التوالي ، من ذلك يكون التوزيع التكراري للجين A في هذه المجموعة هو ٠.٢ والتوزيع التكراري للجين a هو ٠.٨ وعند تكوين الجاميطات في حالة

التزاوج العشوائى نحصل على النتائج التالية :

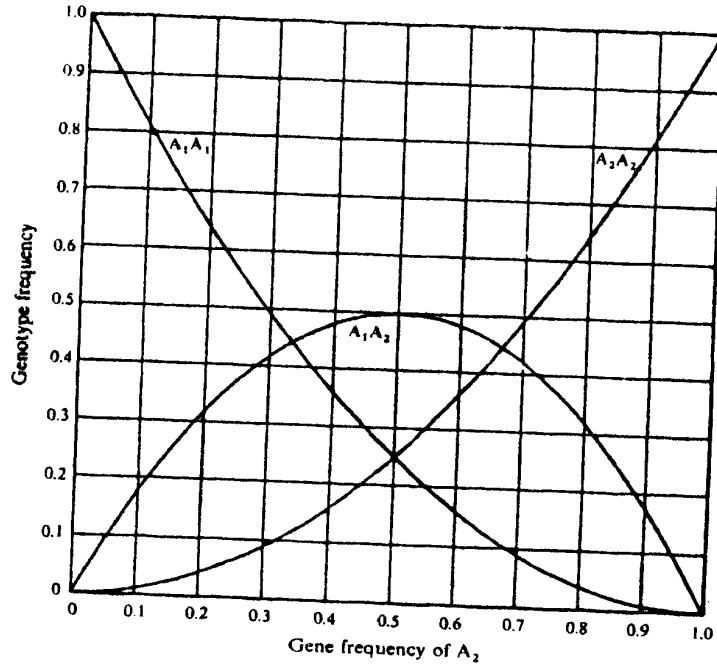
		A	a
		٠.٢٠	٠.٨٠
A	٠.٢٠	٠.٠٤	٠.١٦
a	٠.٨٠	٠.١٦	٠.٦٤

وعلى ذلك تكون نسب التراكيب الوراثية فى أفراد الجيل التالى هى :

AA	Aa	aa
٠.٠٤	٠.٣٢	٠.٦٤

وهذه النتائج مطابقة تماما لما أمكن الحصول عليه من تطبيق الطريقة المطولة . ولا حظ فى قانون هاردي - فاينبرج أنه من السهولة بمكان تطبيقه فى الحالات الوراثية الثلاث وهى : سائد أصيل ، خليط ومفتوح . وهناك خاصيتان هامتان للعشيرة المندلية المتزنة ، وهما كما يتضح من الرسم البيانى التالى (شكل ٢-١) :

- (١) تكرار الأفراد الخليطين لا يمكن أن يزيد عن ٥٠ % وهذه القيمة القصوى تحدث عندما تكون التكرارات الجينية : $p = q = 0.5$
- (٢) عندما يكون التكرار الجينى لآليل ما منخفضا ، فإن الآليل النادر يتواجد بدرجة كبيرة فى الأفراد الخليطين ويكون تكرار الأفراد الأصيلين منخفضا جدا . وهذه الخاصية لها تأثيرات هامة على مدى فعالية الانتخاب كما سنرى فيما بعد .



شكل (٢-١) : العلاقة بين تكرارات الطرز الجينية والتكرار الجيني
لاليلين في عشيرة في حالة اتزان هاردي - فاينبرج .

تطبيقات على التكرار الجيني في العشائر المختلفة :

في الأجزاء السابقة تعاملنا مع التكرار الجيني بطريقة رياضية -
وعرفنا كيف يمكن لسلما الوراثية والباحثين في هذا الحقل تطبيق ذلك
عمليا . والآن دعنا نعرض بعض هذه التطبيقات .

أولا . التنبؤ المباشر :

نعتبر حالات السيادة غير التامة من الحالات السهلة التي يمكن

فيها استعمال نظرية التكرار الجيني وتطبيقها مباشرة على البيانات المتحصل عليها كما اتضح في المثال السابق شرحه عن وراثة اللون في ماشية الأبرشاير حيث يمكن التمييز مظهرها بين الألوان الثلاثة ذات التراسيب الوراثية المختلفة .

نفس الشيء ينطبق في حالة السيادة الموزايقية . فمثلا مجاميع الدم في الإنسان من النوع MN خير مثال أيضا للتطبيق المباشر ، حيث يمكن تقسيم مجموعة دم الإنسان هذه إلى ثلاثة فصائل وذلك تبعا لوجود الانتجين M فقط ، أو وجود M ، N ، أو وجود N فقط وذلك في خلايا الدم الحمراء . فقد أظهرت الدراسات الوراثية أن مجاميع الدم M-N يتحكم فيها زوج واحد من الجينات المحمول على الأتوسومات (الكروموسومات الجسمية) واحد هذه الأليلات A وهو يسبب ظهور الانتجين M ، بينما الأليل a يسبب ظهور الانتجين N ، وأنه لا توجد سيادة بين هذه الأليلات (سيادة غائبة أو موزايقية) . وبذلك نجد أن الأفراد الخليطة Aa تحتوي على الانتجينين N و M وأن الأفراد الأضيلة للعامل A تكون من المجموعة M والأفراد الأضيلة للعامل a تكون المجموعة N .

أجرى Ride (١٩٣٩) اختبار الدم لأكثر من ١٠٠٠ شخص فوجد النتائج التالية :

مجموعة الدم	:	N	MN	M	المجموع
التركيب الوراثي	:	aa	Aa	AA	
الاعداد المشاهدة	:	١٨٧	٥٠٠	٣٤٢	١٠٢٩
النسبة المشاهدة	:	٠.١٨١٧	٠.٤٨٥٩	٠.٣٣٢٤	١.٠٠٠

فإذا رمزنا للجين A بالحرف q وهو الذى يتسبب فى وجود الانتجين m و للجين a بالرمز p وهو المسئول عن وجود الانتجين N فتكون قيمة كل من q و p فى هذه المجموعة كالآتى :

$$q = 0.3324 + \frac{1}{7} (0.4809) = 0.753$$

$$p = 0.1817 + \frac{1}{7} (0.4809) = 0.4247$$

من ذلك يمكن حساب النسبة النظرية لكل مجموعة دمية كالآتى :

المجموع	q^2	$2pq$	p^2	
١٠٠٠٠	٠.٣٣١٠	٠.٤٨٨٦	٠.١٨٠٤	النسبة النظرية
١٠٢٩٠٠	٣٤٠.٦٠	٥٠٢.٨٠	١٨٥.٦٠	عدد الأفراد المتوقع
١٠٢٩	٣٤٢	٥٠٠	١٨٧	العدد الواقعى

ومقارنة نسبة الأفراد فى كل مجموعة بالنسبة النظرية التى حصلنا عليها - ويتطابق مربع كاي χ^2 - نجد أن قيمة مربع كاي تساوى ٠.٣٢ لدرجة الحرية ٥ من ذلك نجد توافقاً تاماً بين أفراد كل مجموعة وتلك المتوقعة الحصول عليها (لحساب مربع كاي يرجع إلى كتب الاحصاء الوراثى) .

طريقة أخرى :

يمكن للباحث الوصول إلى نفس النتائج باتباع الطريقة التالية :
فإذا فرض أن D تمثل التركيب الوراثى AA و R تمثل aa فالجذر التربيعى لقيمة D يمثل تكرار الجين A والجذر التربيعى للقيمة R يمثل تكرار الجين a وعلى هذا الأساس يمكن القول أن :

$$\sqrt{D} + \sqrt{R} = 1$$

فمثلا في مثال مجموعة الدم السابق شرحها نجد أن :

$$q = \sqrt{D} = \sqrt{0.3324} = 0.5765$$

$$p = \sqrt{R} = \sqrt{0.1817} = 0.4263$$

المجموع = 1.0028

هنا نجد أن مجموع الجذر التربيعي لكل من q^2 و p^2 يزيد بمقدار 0.0028 عن الواحد الصحيح - لذلك يجب إجراء اختبار إحصائي لمعرفة ما إذا كان مثل هذا الفرق معنويا أم لا ؟
وفي هذا المجال أعطى العالم Weiner قِيَمَ (1945) معاملا انحراف لمثل هذا الفرق من المعادلة التالية :

$$Q = \frac{1}{2\sqrt{N}}$$

حيث Q = معامل الانحراف

N = عدد الأفراد المختبرة

$$\text{فمن النتائج السابقة نجد أن معامل الانحراف} = \frac{1}{1.029\sqrt{2}} = 0.156$$

من ذلك يمكن إثبات أن الفرق السابق ملا حظته وهو 0.0028 يبين النتيجة المتحصل عليها والواحد الصحيح - يكون فرقا غير معنوي لأن ضعف الفرق أقل من معامل الانحراف (معامل الانحراف = ضعف الفرق)

أي أن نتائج المثال السابق تنطبق تماما مع النظرية .

مثال آخر (١) :

وجد كل من ريس وسانجر Race & Sanger (١٩٥٤) أن مجموعة الدم M-N في عينة مكونة من ١٢٧٩ شخصا من إنجلترا كانت كالآتي :

المجموع	الجين		مجموعة الدم			
	M	N	M	MN	N	
١ =	٥٣,١٦	٤٦,٨٤	٢٨,٣٨	٤٩,٥٧	٢٢,٥	النسبة المتوقعة % :
			٣٦٣	٦٣٤	٢٨٢	العدد (١٢٧٩) :
			٢٨,٢٧	٤٩,٨٠	٢١,٩٣	النسبة المشاهدة % :
			٣٦١	٦٣٧	٢٨١	العدد (١٢٧٩) :

بتطبيق المعادلة الموضحة في المثال السابق - نجد أن قيمة مربع كساي ضئيلة للغاية (عند درجة حرية ١) - أي أنه يوجد توافق كامل بين المشاهد والمتوقع في أعداد كل مجموعة .

كذلك من اختبار طريقة الجذر التربيعي : $D = MM$, $R = NN$:

$$\sqrt{D} + \sqrt{R} = 1 \quad \text{نجد أن :}$$

$$q = \sqrt{D} =$$

$$\sqrt{0.28265} = 0.5316$$

$$p = \sqrt{R} =$$

$$\sqrt{0.21935} = 0.4683$$

المجموع ١.٠٠٠

أي أن مجموع الجذر التربيعي لكل من q^2 و p^2 يقل بقدر ٠.٠٠١ عن الواحد الصحيح - ولاجراء الاختبار الاحصائي لمعرفة إذا ما كان هذا

الفرق معناها أم لا - نطبق المعادلة :

$$Q = \frac{1}{2\sqrt{n}} = \frac{1}{2\sqrt{1279}} = \frac{1}{2 \times 35.76} = \frac{1}{71.53} = 0.014$$

أى أن الفرق السابق وهو ٠.٠٠١ غير معنوى - حيث أن ضعف الفرق مازال أقل بكثير من معامل الانحراف ٠.٠١ ومن ثم فالعشيرة فى حالة اتزان وراثى .

مثال آخر (٢) :

وجد أنّ صفة انعدام تكوين مادة الميلانين (صفة الألبينو albinism) فى الانسان تقع تحت السيطرة الجينية لعامل وراثى واحد متحى ، وقع هذا الجين على الكروموسومات الجنسية . وقد وجد شترن Stern (١٩٤٩) أن نسبة ظهور الصفة هى ١ فى كل حوالى ٢٠٠٠٠ شخص . ما هى نسبة الأفراد الخليطين heterozygotes المتوقعة ؟ - إذا فرض أنّ p هى نسبة جين الألبينو :

$$\begin{aligned} \therefore p^2 &= \frac{1}{2000} & \therefore p &= \sqrt{\frac{1}{20000}} = \frac{1}{141} \\ 2p - 2p^2 &= 2p(1 - p) = & \therefore \text{نسبة الأفراد الخليطين} &= \\ 2 \left(\frac{1}{141} \right) - 2 \left(\frac{1}{141} \right)^2 &= \frac{1}{70} \end{aligned}$$

من ذلك يتضح أنّ شخصا واحدا فى كل ٧٠ شخص غير ألبينو يكون خليط التركيب الوراثى .

مثال (٣) :

فى ماشية الأيرشاير فى بريطانيا يوجد جين محمول على أحد

الكروموسومات الجسمية يسبب موت المجهول حديثة الولادة . وقد وجد أن نسبة ظهور هذا المرض الوراثي هو ١ في كل ٣٠٠ عجل . ومن الممكن التخلص من هذا الجين الضار بواسطة عدم استعمال الطلائق التي تحمل هذا الجين في تركيبها الوراثي - لذلك كان من الضروري معرفة نسبة الطلائق الخليطة لهذا الجين .

من البيانات السابقة نجد أن :

$$p^2 = \frac{1}{300} = 0.0033$$

$$p = \sqrt{\frac{1}{300}} = 0.057$$

$$2p(1-p) = 0.11$$

°° نستنتج أنه يوجد طليقة واحدة غير متماثلة التركيب الوراثي في كل ١٠ طلائق .

ولا حظ في بعض التجارب الوراثية أن النتائج المتحصل عليها قد لا ينطبق عليها قانون هاردي - فاينبرج ، كما يتضح من المثال التالي والذي أجرى لاختبار مجموعة الدم MN في الإنسان في عينة من الأفراد عددها ٣٠٠ شخص .

مثال (٤) :

مجموعة الدم	M	MN	N
التركيب الوراثي :	AA	Aa	aa
الأعداد المشاهدة :	٣٠٠	١٥٠	١٠
النسبة المشاهدة :	١	٠.٥٠	٠.٣٠

ويمكن حساب النسب المتوقع الحصول عليها وكذلك الأعداد كالاتى :

$$\text{تكرار الجين } A = p = 0.50 + 0.10 = 0.60$$

$$\text{تكرار الجين } a = q = 0.20 + 0.10 = 0.30$$

٠. بتطبيق الطريقة المبسطة كالاتى :

		A	a
		0.60	0.30
A	0.60	0.4225	0.2220
a	0.30	0.2220	0.1225

ملحوظة : درجات الحرية = عدد الفئات - عدد الآليات

$$\text{٠. النسبة المتوقعة : } 0.60 \times 0.30 = 0.18 \quad 0.30 \times 0.60 = 0.18 \quad 0.18 \times 0.60 = 0.108 \quad 0.18 \times 0.30 = 0.054$$

$$\text{الأعداد المتوقعة : } 36.75 \quad 136.50 \quad 126.75 \quad 126.75$$

$$\text{بالمقارنة بالقيم المشاهدة : } 60 - 10 = 50 \quad 30 - 10 = 20 \quad 10 - 10 = 0$$

$$\text{٠. وتطبيق مربع كاي نجد أن قيمته = 3.84 عند درجة حرية 1 (} 3 - 2 = 1 \text{)}$$

من ذلك يمكن القول أن هذه المشيرة لا ينطبق عليها قانون هاردي واينبرج .

وباستعمال طريقة فينر (Weiner 1935) نجد أن :

$$\begin{aligned} \sqrt{D} + \sqrt{R} &= 1 \\ \sqrt{D} &= \sqrt{0.50} \\ q = \sqrt{D} &= \sqrt{0.50} = 0.71 \\ p = \sqrt{R} &= \sqrt{0.20} = 0.45 \\ &= 1.16 \end{aligned}$$

المجموع =

∴ مجموع الجذر التربيعي لكل من p و q يزيد بمقدار ١٦ ر. عن الواحد الصحيح .

$$Q = \frac{1}{2\sqrt{N}} = \frac{1}{2\sqrt{300}} = \text{معامل الانحراف} \\ = \frac{1}{2 \times 17.32} = \frac{1}{34.64} = 0.029$$

∴ ضعف الفرق ١٦ ر $\times 2 = ٣٢٠$ أكبر من معامل الانحراف = ٢٩ ر.

ومن ثم فالمعيرة ليست في حالة اتزان وراثي .

∴ هذه المعينة لا ينطبق عليها قانون هاردي - فاينبرج للأسباب الآتية:

- (١) عدد المعينة المستعملة صغير جداً .
- (٢) قد لا يكون التزاوج عشوائياً بين الأباء .
- (٣) لا بد أن يكون هناك تربية داخلية (Inbreeding) بين الأفراد المختبرة - وستنتج ذلك من كون الأفراد الخلطة (غير المتماثلة وراثياً) قليلة العدد بالنسبة للأفراد المتماثلة .

التكرار الجيني في حالة الأليلات المتعددة

Gene Frequency with multiple alleles

تأولنا في الأجزاء السابقة التكرار الجيني في حالة وجود الأليلين اثنين فقط لموقع وراثي واحد . ولكن في كثير من صفات الكائنات الحية نجد أن بعض المواقع الجينية تشملها سلسلة الأليلية بها أكثر من الأليلين ، مثلاً أوانح أو خمس الخ الأليلات لنفس الصفة المتحكم فيها الجين . فكيف يمكن في هذه الحالة حساب التكرارات الجينية وتكرارات التراكيب الوراثية

genotypes وتقرير ما اذا كانت العشيرة فى حالة اتزان وراثى genetic equilibrium أم لا ؟ فى حقيقة الامر توجد ثلاث حالات :
أولا : اذا كان المطلوب معرفة تكرارات الطرز الجينية المحددة بالهيل واحد فقط - مثلا A_1 ، فى هذه الحالة نفترض أن تكرار A_1 هو p ونجمل تكرارات الاليلات الأخر كلها معا فى هذا الموقع (مثلا : A_2, A_3, \dots, A_n) فى تكرار واحد وليكن q . فى هذه الحالة يكون تكرار التوازن مائلا تماما لحالة اليلين وهى :

$$p^2 A_1 A_1 + 2pq A_1 a_2 \dots n + q^2 A_2 \dots n A_2 \dots n$$
والحد الأخير من المعادلة سوف يتكون من عديد من التراكيب الوراثية الخليطة ، ولكن طالما أننا يهنا هنا التراكيب الوراثية الخاصة بالاليل A_1 منسوبة لكل الاليلات الأخر ، فإنه لا يعنينا إلا التراكيب المحددة لذلك .

ثانيا : اذا كان المطلوب معرفة قيم التوازن للتراكيب الجينية لأيلين اثنين فقط - مثلا A_1, A_2 - بتكرارات هى q_1, q_2 - فإن قيم تكرارات التوازن لهذه التراكيب سوف تتبع المعادلة :

$$q_1^2 A_1 A_1 + 2q_1 q_2 A_1 A_2 + q_2^2 A_2 A_2$$
ولما كانت $q_1 + q_2$ لا تساوى واحداً لوجود بقية الاليلات الأخر ، فإن التكرار الكلى للتراكيب الجينية الثلاثة سوف لا يساوى أبداً الواحد الصحيح .

ثالثا : إذا كان المطلوب معرفة قيم التوازن للتراكيب الوراثية لثلاثة الجينات أو أكثر ، ففي هذه الحالة سوف نعتبر التكرار الاليلي لكل الجين على حدة كحد من حدود مفكوك المعادلة متعددة الحدود (multinomial distribution) على سبيل المثال - لو فرضنا وجود ثلاثة الجينات لموقع واحد ولتكن : A_1, A_2, A_3 بتكرارات قدرها p, q, r على التوالي - لذلك نجد أن : $p + q + r = 1$

ومن ثم تكون تكرارات الطرز الجينية كالآتى :
على أساس مفكوك المعادلة ذات الثلاثة حدود trinomial distribution

$$p^2 A_1 A_1 + 2pq A_1 A_2 + 2pr A_1 A_3 + q^2 A_2 A_2 + 2qr A_2 A_3 + r^2 A_3 A_3 = 1$$

وبناءً على ذلك ، ولما كانت كل جامطة أحادية التركيب الوراثية تحتوى فقط على الجين واحد لاثنى موقع جينى ، فإنّ التوافقى الزيجوتية بين هذه الجامطات الأحادية سوف تتوقف على تكرارات هذه الاليلات - كما يتضح من الشكل التالى .

ولمى جميع الحالات الثلاث التى سبق ذكرها - نجد أن حالة الاتزان يمكن الوصول إليها عقب جيل واحد فقط من التزاوج العشوائى ، فإذا كانت تكرارات الاليلات هى : $p = 0.2, q = 0.5, r = 0.3$ فان تكرارات التراكيب الوراثية سوف تكون :

	$p(A_1)$ 2	$q(A_2)$ 3	$r(A_3)$ 3
$p(A_1)$ 2	$p^2(A_1A_1)$	$pq(A_1A_2)$	$pr(A_1A_3)$
$q(A_2)$ 3	$pq(A_1A_2)$	$q^2(A_2A_2)$	$qr(A_2A_3)$
$r(A_3)$ 3	$pr(A_1A_3)$	$qr(A_2A_3)$	$r^2(A_3A_3)$
Total:			
$p^2 A_1A_1 + 2pq A_1A_2 + 2pr A_1A_3 + q^2 A_2A_2 + 2qr A_2A_3 + r^2 A_3A_3$			

تكرارات التراكيب الوراثية المتكونة تحت ظروف التزاوج العشوائي في حالة وجود ثلاثة أليلات للجين .

وبصورة أخرى إذا فرض وجود ثلاثة أليلات لموقع جيني هي A, a', a فتبعاً لذلك ينتج لدينا 6 تراكيب وراثية مختلفة ، ثلاثة متماثلة وثلاثة غير متماثلة . فإذا رمزنا لكل من الأليلات A, a', a بالرموز p, q, r فيكون : $p + q + r = 1$. وبناءً على ذلك تكون التراكيب الجينية لعشيرة متزعة ، والتزاوج بين أفرادها عشوائي هي :

المجموع	خليط (غير متماثل)			أصيل (متماثل)			التركيب الجيني
1	Aa'	Aa	$a'a$	AA	$a'a$	aa	النسبة
$1 =$	$2pq$	$2pr$	$2qr$	p^2	q^2	r^2	

ومن الممكن معرفة أن مثل هذه العشيرة في حالة اتزان إذا درس الـ

٣٦ تزاوجا السمكة بين الأفراد ذات التركيب الجيني السابق ، وبمعرفه الجاهيزات وتنطبق البادى الأساسية التى ذكرت سابقا يمكن معرفة أن هذه العشيرة فى حالة اتزان أم لا .

ملحوظة : عدد التطفحات السمكة = $\frac{\text{عدد التركيب الوراثية} \times \text{عدد التركيب}}{٢}$

فى اتجاه واحد = ١٨

وإذا لم تكن هذه العشيرة فى حالة اتزان ، فيمكن الوصول إلى ذلك بعد جيل واحد من التزاوج العشوائى . وفى حالة وجود سلسلة أليلية ونجد مثلا أن نسبة الجين A هى عبارة عن مجموع A فى الأفراد ذات التركيب AA مضاعفا إليه نصف التركيب الجيني للأفراد Aa ونصف التركيب للأفراد Aa . وبالمثل يمكن الحصول على نسبة الأليلات الأخرى . ولتوضيح ذلك ندرس المثال التالى :

إذا رمز للكروموسومات المتشابهة بالحروف : a , a' , A

بدلا من الجينات ، فإنه يمكن تحليل النتائج التى حصل عليها د. ويزهانسكى وكويل (١٩٣٨) .

فقد أجرى هذان العالمان دراسة على الكروموسوم الثالث فى الدروسوفلا حيث أن هذا الكروموسوم سهل التمييز عن باقى الكروموسومات الأخرى .

أخذت عينات عشوائية من هذه الذبابة من إحدى الغابات المنعزلة وتم دراسة الكروموسوم الثالث بها من ناحية تركيب الجينات عليه ، ولقد وجد ثلاثة نماذج مختلفة عرفاً ها كالاتى :

A	=	Standard	متاندر
a'	=	Arrowhead	أورهيد
a	=	Chiricahua	شيريكافا

وتبعا لذلك توجد ٦ نماذج مختلفة بين أفراد هذه الحشرات زوجية المجموعة الكروموسومية ، وفيما يلي بعض النتائج التي تحسلا عليها :

النسبة	عدد الحشرات التي اختبرت	كروموسوم رقم ٣
٠.١٠٤٣	١٢	Both Standard AA
٠.٢٣٤٨	٢٧	Both Arrowhead a'a'
٠.٢٦١	٣	Both Chiricahua aa
٠.٣١٣٠	٣٦	Stand./ Arrowh. Aa'
٠.٥٠٨٧٠	١٠	Stand./ Chiric. Ae
٠.٢٣٤٨	٢٧	Arrowh./ Chiric. a'a
١.٠٠٠٠	١١٥	المجموع

وطبقا لما سبق ذكره ، نجد نسبة التكرار لهذه الكروموسومات كالآتي :

٠.٣٠٤٣	=	p	=	A	=	متاندار
٠.٥٠٨٧	=	q	=	a'	=	أورهيد
٠.١٨٧٠	=	r	=	a	=	شيريكافا
١.٠٠٠٠						المجموع

وباستعمال هذه النتائج لتكرار الكروموسومات يمكن إيجاد النسبة النظرية المتوقع الحصول عليها وأنواع النماذج للذباب الحامل لمثل هذه

الكروموسومات كالآتى :

التركيب الجينى	النسبة النظرية	العدد المتوقع
$AA (p^2)$	٠.٩٢٦	١٠,٦٥
$a'a' (q^2)$	٠.٢٥٨٨	٢٩,٧٦
$aa (r^2)$	٠.٣٥٠	٤,٠٢
$aa (2pq)$	٠.٣٠٩٦	٣٥,٦٠
$Aa' (2pr)$	٠.١١٣٨	١٣,١٠
$a'a (2qr)$	٠.١٠٢	٢٨,٧٠

وبقارنه القيم المشاهدة بالقيم النظرية - وجد أن مربع كاي = ٢٣,٦٢ عند درجات الحرية = ٣ ، وقيمة الاحتمال $p.value$ أقل من ٠.٥ (اختلاف غير معنوى) .

ملحوظة : عدد درجات الحرية = عدد الفئات - عدد الأليلات = ٦ - ٣ = ٣ . ومن ذلك أثبت هذان العالمان وجود علاقة تامة بين الأعداد التي حصلوا عليها فعلا والأعداد المتوقع الحصول عليها نظريا .
وبذلك أثبتا أن مثل هذه الأفراد من العشيرة تحت الدراسة فى حالة اتزان تام وأن التزاوج بين هذه الأفراد يتم عشوائيا - أى أن قانون هاردي - فاينبرج ينطبق عليها .

علاقة السيادة بالتكرار الجينى فى حالة الأليلات المتعددة :

إذا وجدت سيادة غير تامة بين الأليلات a , a' , λ من ذلك

يمكن ملاحظة وجود ٦ أشكال مظهرية مختلفة ومن السهولة بمكان إيجاد التكرار الجيني لمثل هذه الحالة . لكن في كثير من الحالات تكون السيادة التامة سببا في إخفاء كثير من التراكيب الوراثية . فقد توجد أفراد ذات شكل مظهرى متماثل لكنها تختلف في تركيبها الجيني . فإذا فرض أن الجين A سائد على كل من a و a' وأن الجين a' سائد على a ففي هذه الحالة يمكن مشاهدة ثلاثة أشكال مظهرية. ومن الحالات التي درست في هذا المجال وراثته اللون في الأرانب.

اللون الكلى AA , Aa' , Aa : Full colour
 هيمالايا $a'a'$, $a'a$: Himalayan
 البينو aa : Albino

فإذا كان كل من الجينين A و a' سائدين على الجين a وأن كلا من A و a' ليس بينهما سيادة ، فعلى هذا الأساس توجد أربعة أشكال بدلا من ثلاثة .

وخير مثال يوضح ذلك هو مجاميع الدم $A - B - O$ في الإنسان . هذه المجاميع تخضع للسيطرة الجينية لجين واحد ذي ثلاثة أليلات هي :

A ينتج الأنتيجين A	A و a' لا توجد بينهما سيادة
a' ينتج الأنتيجين B	بينما A و a يسودان سيادة تامة على a .
a لا يكون أنتيجينات	

وبذلك يمكن الحصول على أربعة أشكال مظهرية هي A, B, AB و O وعند تطبيق نظرية التكرار الجيني على هذه الحالة نجد أن :

A	ترمز للعامل	p
a'	ترمز للعامل	q
a	ترمز للعامل	r

وكما سبق الذكر فإن مجموع p, q, r يساوى واحداً صحيحاً ، من ذلك يتضح وجود أربع مجاميع دم ناتجة من هذه الآليات الثلاثة :

النسبة	الشكل المظهرى	التركيب الوراثى
r^2	مجموعة O	aa
$p^2 + 2pr$	مجموعة A	AA, Aa
$q^2 + 2qr$	مجموعة B	$a'a$
$2pq$	مجموعة AB	Aa

المجموع = ١

فإذا أمكن معرفة أنواع مجاميع الدم لعشيرة ما ، فإنه يمكن إيجاد نسب العوامل الوراثية كالآتى :

مثال : البيانات التالية توضح التركيب الوراثى لمجموعات الدم ABO والقيم

المتوقعة لكل من p, q, r والنسب المشاهدة فى عينة حجمها ١٩٠١٧٧

من رجال القوات الجوية البريطانية (عن ريس وسنجر عام ١٩٥٤) :

(التركيب الوراثي)	AA	AO	BB	BO	OO	AB
مجموعة الدم	A		B		O	AB
التكرار المتوقع	$p^2 + 2pr$		$q^2 + 2qr$		r^2	$2pq$
التكرار المشاهد %	41.716		8.560		46.684	3.040

ولقد أوضح العالم كابليني ومعاونوه عام ١٩٥٥ طريقة مبسطة للحصول على التكرار الجيني i (O) وهو الجذر التربيعي لتكرار المجموعة O كالآتي:

$$B + O = q^2 + 2qr + r^2 = (q + r)^2 = (1 - p)^2$$

$$p = 1 - \sqrt{\frac{B + O}{A}} = A$$

حيث \bar{B} و \bar{O} هي تكرار المجموعات B و O على التوالي ومن ثم نجد

$$q = 1 - \sqrt{\frac{A + \bar{O}}{A}} = B \text{ and } r = \sqrt{\bar{O}} = i$$

وباستعمال هذه الطريقة نجد أن التكرارات الجينية هي:

$$(A = p = 0.2567) + (B = q = 0.0599) + (i = r = 0.6834) = 1$$

والمثال التالي يوضح ما سبق:

في اختيار المجموعة الدموية لـ ٦٠٠٠ شخص وجدت النتائج التالية:

النسبة	العدد المختبر	مجموعة الدم
٠.٣٠٧٦٧	١٨٤٦	O
٠.٣٢٠٠١	١٩٢٠	A
٠.٢٧١١٦	١٦٢٧	B
٠.١٠١١٦	٦٠٧	AB
١.٠٠٠٠٠	٦٠٠٠	المجموع

وتطبيق المعادلات السابقة نجد أنَّ تكرار هذه الاليلات هو :

$$\begin{aligned} 0.239189 &= \sqrt{0.57883} - 1 = p = A = \overline{B + O} \\ 0.207746 &= \sqrt{0.12716} - 1 = q = a' = \overline{A + O} \\ 0.554177 &= \sqrt{0.30716} = r = a = \overline{O} \end{aligned}$$

المجموع ١.٠١٦١٢

وهذا الفرق عن الواحد الصحيح غير كبير ويمكن بطرق احصائية اثبات عدم معنويته .

التوازن الوراثي في العشائر في حالة وجود

أكثر من موقع جيني واحد

Equilibrium with more than one locus

إنَّ الوصول إلى حالة التوازن في العشيرة خلال جيل واحد من التزاوج العشوائي تنطبق تماما طالما أخذنا في الاعتبار كل موقع جيني على حسده ، دون النظر لما يحدث في المواقع الجينية الأخرى . أما إذا أخذنا في الاعتبار نواتج موقعين وراثيين مختلفين ، ونعزل كل منهما مستقلا عن الآخر ، فسي آن واحد ، مثلا $A - a$ و $B - b$ فإنَّ عدد الطرز الجينية في العشيرة سوف يتزايد إلى $2^3 = 8$ وهي

(AABB , AABb , AaBB , AaBb , aaBB.....etc.)

وكما هو متوقع تتزايد حدود مفكوك المعادلة متعددة الحدود multinomial

فإذا فرضنا الرموز التالية لتكرارات الجينات : A, a, B, b ، p, q, r, s

فإنَّ نسب الاتزان لتراكيبها الجينية يمكن التعبير عنها بالمعادلة التالية :

$$(pr + ps + qr + qs)^2 = 1$$

وبأسلوب آخر كالآتي :

$$p^2 r^2 (AABB), 2p^2 rs (AA Bb), 2p^2 s^2 (AAbb), 2pq r^2 (Aa BB), \\ \dots \dots \dots q^2 s^2 (aabb) = 1$$

وتعتمد معادلة التوازن هذه على الحدود :
pr , ps , qr and qs

وهي تكرارات التوازن للجاميطات :
AB , Ab , aB , and , ab
وعندما تكون تكرارات هذه الجاميطات في حالة اتزان ، فإن تكرارات التوازن
للطرز الوراثية في العشيرة تكون أيضا في حالة اتزان .

وعندما يحدث اختلال في التوازن الوراثي للعشيرة عند دراسة
موقعين وراثيين في آن واحد ، فإن سرعة استرداد حالة التوازن تتوقف
على كون الجينات مستقلة التوزيع أو مرتبطة مع بعضها في نفس الكروموسوم .

أولا : عندما تكون المواقع مستقلة عن بعضها :

عندما يكون كل موقع جيني محمولا في كروموسوم مختلف عن الآخر في هذه
الحالة نجد أن تكوين الجاميطات يكون بنسب متساوية كالآتي :

A	B	→	AB	$\frac{1}{4}$	= %٢٥
	b	→	Ab	$\frac{1}{4}$	= %٢٥
a	B	→	aB	$\frac{1}{4}$	= %٢٥
	b	→	ab	$\frac{1}{4}$	= %٢٥

فإذا بدأنا بعشيرة بالتراكيب الوراثية الخليطة (AaBb x AaBb)

وكانت تكرارات الجينات فيها متساوية (أى : $p = q = r = s = 0.5$) ، فإن أنواع الجاميطات الأربع (وهى AB, Ab, aB, ab) تتكون فسى الحال طبقا لتكرارات الاتزان وهى ٢٥ % لكل منها ($= ٠.٢٥$) وفى هذه الحالة يمكن الوصول إلى الاتزان فى التراكيب الجينية فى خلال جيل واحد فقط .

أما اذا فرضنا وجود عشيرة بدأت بأعداد متساوية من الأفراد ، نصفها يحمل التركيب الجينى ($AABB$) والنصف الآخر يحمل التركيب الجينى ($aabb$) ، وحدث بينهما التزاوج العشوائى ($AABB$) \times ($aabb$) ، فإننا فى جيل البداية سوف نجد نوعين من الجاميطات هما : AB و ab . فى هذه الحالة نجد أن التوازن الوراثى لكل التراكيب الجينية لا يمكن الوصول إليه فى الجيل التالى ، حيث أن العديد من الطرز الجينية لن تكون متواجدة (مثلا $AaBb$ و $aABb$ و $Aabb$ و $aaBb$ إلخ) وهنا يبرز سؤال الآن :

الأول : ما هى تكرارات التوازن المتوقعة للجاميطات ؟

الثانى : ما هو مدى السرعة للوصول إلى تكرارات التوازن هذه ؟

باستمرار التزاوج العشوائى فى هذه العشيرة نجد أن التوزيع التكرارى للجينات كالآتى :-

$$A \text{ ————— } a = p(A) = q(a) = 0.5 \quad (1)$$

$$B \text{ ————— } b = r(B) = s(b) = 0.5 \quad (ب)$$

ما سبق نجد أن التراكيب الجينية التسعة المحتملة في العشيرة هي :

AA BB	Aa BB	aa BB
AA Bb	Aa Bb	aa Bb
AA bb	Aa bb	aa bb

كما نجد أن أنواع الجاميطات المحتمل تواجد ها في المستودع الجاميطي للعشيرة لمثل هذين الجنيين المستقلين عن بعضها هي :

AB	Ab	aB	ab
r	s	t	u

تكرارها :

فإذا صنفنا هذه الجاميطات الى جاميطات تنافرية (in repulsion) وهي Ab و aB ، والى جاميطات تجاذبية (in coupling) وهي AB و ab . حيث أنه من المفروض أن تكون تكرارات الجينات في الجاميطات التنافرية مساوية لتكرارات الجينات في الجاميطات التجاذبية ، فأننا نتوقع - عند التوازن تكون أن نواتج ضرب التكرارات لكلا نوعي

$$(Ab) (aB) = (AB) (ab) : \text{أي}$$

$$ru = st \quad \text{أي أنه عند التوازن نجد أن :}$$

$$ru - st = \text{zero} \quad \text{أو بمعنى آخر :}$$

مثال : لو فرضنا أن التكرارات لكل من A و B هي ٠.١٦ ولكل من a و b هي ٠.٠٤ عندئذ وفي حالة الاتزان نجد أن :

تنافرية تجاذبية

$$(٠.٢٤) \times (٠.٢٤) = (٠.٣٦) \times (٠.١٦) = ٠.٠٥٧٦$$

$$ru - st = 0.076 - 0.076 = \text{zero}$$

أى أن العشيرة قد وصلت الى حالة الاتزان .

حالة عدم الاتزان : Disequilibrium

أما إذا وجد فرق بين تكرارات الجاميطات التنافرية وتكرارات الجاميطات التجاذبية فى العشيرة الأصلية (الأولية) ، فإن هذا الفرق يمثل التغير فى تكرارات الجاميطات (الجينات) وهو يدل على عدم الاتزان ويستمر الى أن يحدث التوازن . ويطلق على هذا الفرق اسم " عدم التوازن disequilibrium أو (d) ، أى : $ru - st \neq 0$

- فإذا كانت قيمة d موجبة : $(Ab)(aB) - (AB)(ab) = + d$

فللاقترب من حالة التوازن يجب أن تضاف قيمة d لتكرار كل نوع من أنواع الجاميطات التجاذبية ، وتستبعد هذه القيمة من تكرار كل نوع من الجاميطات التنافرية (جدول ٢ - ٤) .
- أما إذا كانت قيمة d سالبة :

فالعكس هو الصحيح ، أى تطرح قيمة d من تكرار كل نوع من أنواع الجاميطات التجاذبية ، وتضاف لتكرار كل نوع من الجاميطات التنافرية .
وفى كلتا الحالتين تتناقص حالة عدم الاتزان تدريجياً حتى تصل قيمة d إلى الصفر عندما تصل العشيرة إلى الاتزان . ويجب ملاحظة أن قيمة d تنقص بقدر النصف عقب كل جيل من أجيال التزاوج العشوائى . فلو فرضنا أن :

جيل البدايـة	F_0	$d = 0.5000 = \frac{1}{2}$
أول جيل	F_1	$d = 0.2500 = \frac{1}{4}$
ثاني جيل	F_2	$d = 0.1250 = 1/8$
ثالث جيل	F_3	$d = 0.0625 = 1/16$

أى أن نصف الفرق عن حالة عدم الاتزان يتناقص عقب كل جيل ، لذلك
ففى خلال ٤ أو ٥ أجيال من التزاوج العشوائى نجد أن أكثر من ٩٠ %
من هذا الفرق قد تلاشى بواسطة جميع الباميطات ويتبقى أقل من ١٠ %
من حالات عدم الاتزان .

مثال (١) : المثال التالى المذكور فى الجدول (٢-٤) يبين كيفية

حساب القيمة d ، وكيفية حدوث التغير فى تكرار الجاميطات حتى
الوصول إلى حالة الاتزان .

(ملحوظة : كلما زاد عدد المواقع الوراثية تحت الدراسة كلما كانت
سرعة التغير فى قيمة d أبطأ) . - عشرة بها تكرار الجينيسـ
($A - a$ و $B - b$) غير المرتبطين كان $A = B = 0.60$ و
 $a = b = 0.40$ ، وتكرار التراكيب الوراثية الأولية (جيل البدايـة)
وهى $AA BB = Aa Bb = aa BB = AA bb = 0.30$ وتكرار $aabb$ =
 0.10 . احسب قيمة d فى جيل البدايـة ثم عقب عدة أجيال (٤ أو
٥ الخ) .

الحل :

جدول (٢-٤) : كيفية حساب قيمة d وتكرارات التوازن للجاميطات

في عشيرة غير متزنة - ثم تناقص قيمة d للوصول الى الاتزان عقب عدة
اجيال من التزاوج العشوائى . (أنظر الجدول ٤-٢) .
جدول (٤-٢) : تكرارات التوازن للجاميطات في العشيرة .

الجاميطات							
العشيرة الأولى			تكرار الاتزان				
		الطرار	التكرار الأولى				
30%	AA bb	AB	0.3	0.3	+ d		
30%	AA bb	Ab	0.3	0.3	- d		
30%	aa BB	aB	0.3	0.3	- d		
10%	aa bb	ab	0.1	0.1	+ d		
$d = (Ab)(aB) - (AB)(ab) = (0.3)(0.3) - (0.3)(0.1) = 0.09 - 0.03 = 0.06$							
كيفية الوصول الى حالة الاتزان							
الجيل Genera- tion	القيمة المضافة (AB و ab) أو المطروحة من (aB و Ab)	نسبة عدم الاتزان المتبقية		تكرارات الجاميطات في الأجيال المتعاقبة			
				AB	Ab	aB	ab
F ₀	—	1	d	0.30	0.30	0.30	0.10
F ₁	0.5 d	0.5	d	0.33	0.27	0.27	0.13
F ₂	0.75 d	0.25	d	0.345	0.255	0.255	0.145
F ₃	0.875 d	0.125	d	0.3525	0.2475	0.2475	0.1525
.
equilib.	d	0	d	0.36	0.24	0.24	0.16

p_1	:	AA BB = (0.5)	x	aa bb = (0.5)	
Gametes	:	AB = 0.5=r		ab = (0.5)=u	مثال (٢) :
F_1	:	AA BB	AaBb	aa bb	
		0.25	0.50	0.25	

في جيل البداية نجد أن :

$$st = 0 \times 0 = 0, ru = 0.5 \times 0.5 = 0.25$$

$$\therefore d = ru - st = 0.25 - 0.00 = 0.25 = \frac{1}{4}$$

وفي الجيل التالي نجد أن :

AB	AB	Ab	aB	ab	ab
0.25	0.125	0.125	0.125	0.125	0.25
(2/8 + 1/8)	1/8	1/8	(1/8 + 2/8)		

الجائحات :

التكرار :

$$\therefore ru = 3/8 \times 3/8 = 9/64 \text{ and } st = 1/8 \times 1/8 = 1/64$$

$$\therefore d = ru - st = 9/64 - 1/64 = 8/64 = 1/8$$

مما سبق نجد أن قيمة d ، أي انحراف العشيرة عن حالة الاتزان

يقل بمقدار النصف عقب كل جيل من التزاوج العشوائي حتى نصل إلى

حالة الاتزان النهائي عند ∞ من الأجيال .

ثانياً : عند ما تكون المواقع مرتبطة مع بعضها : Linked genes

تكون سرعة الوصول إلى حالة التوازن أبطأ في حالة الجينات المرتبطة

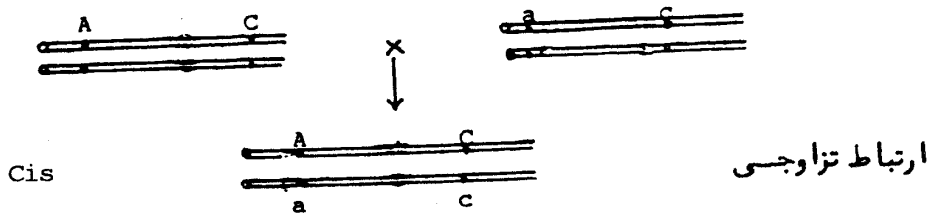
عما هو الحال في حالة الجينات مستقلة التوزيع . يوجد نظامان

للارتباط .

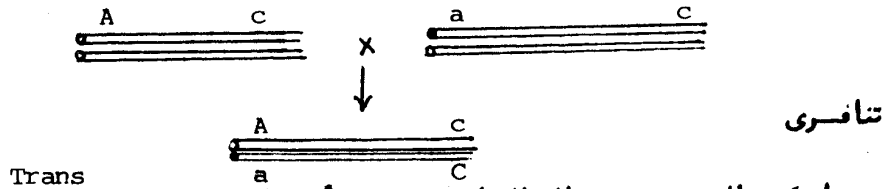
(١) النظام التزاوجي Cis أو Coupling : وفيه تدخل الصفتان

السائدتان التلقيح عن طريق أحد الأبوين والصفتان المتحيتان

عن طريق الأَب الآخر .



(٢) النظام التنافري Repulsion(trans) : وفيه تدخل صفة سائدة مع أخرى متنحية عن طريق أحد الأبوين ، وصفة متنحية مع الأخرى السائدة عن طريق الأب الآخر :



وعندما تكون العشيرة في حالة التوازن ، نجد أن حالات النظام التزاوجي Cis = حالات النظام التنافري Trans . وفي هذه الحالة نجد أن تكرارات أنواع الجاميطات تتوقف على التكرار الجيني وليس على شدة الارتباط بين الجينات .

في حالة التوازن

Cis	=	trans	
A	(r)	C	a (u) c
A	(s)	c	a (t) c

∴ في حالة التوازن : $ru = st$

أما في حالة عدم التوازن نجد أن : $ru - st \neq zero = d$

فإذا فرضنا أن نسبة العبور بين الموقعين الجينيين = x

∴ قيمة $d =$ نقل في كل جيل بقدر يساوي $(1 - x)$

فإذا كانت قيمة الانحراف عن الاتزان في جيل البداية (o) هي d_0 ∴ نجد أن ذلك في الأجيال المتعاقبة كالآتي :

جيل البداية : $d_0 = d$

الجيل التالي : $d' = d_0(1-x)$

الجيل الذي يليه : $d'' = d'(1-x)$

∴ يمكن وضع القانون العام لحساب قيمة d في أي جيل كالآتي :

$$d_t = d_0 (1 - x)^t$$

حيث d_t قيمة الفرق في أي جيل

d_0 قيمة الفرق في جيل البداية

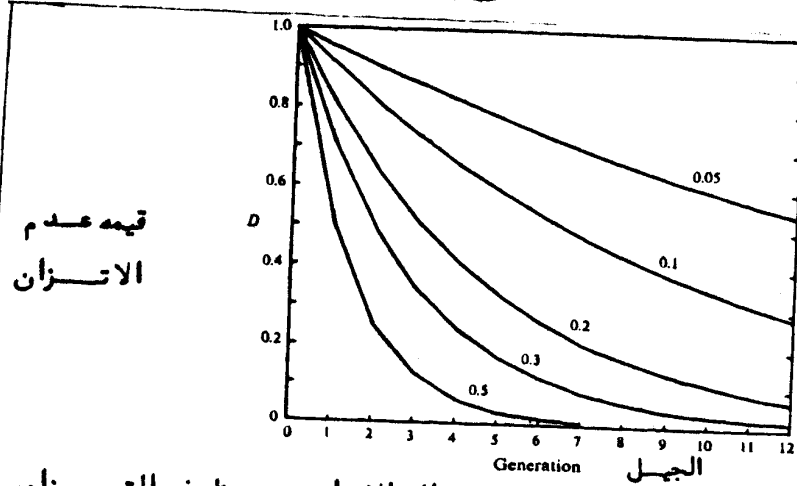
$x =$ نسبة العبور بين الموقعين

$t =$ عدد الأجيال

ويلاحظ أنه كلما زادت مدة الارتباط بين الموقعين تحت الدراسة

كلما زاد عدد الأجيال اللازمة للوصول الى الاتزان . وتبقى الحالة

عدم الاتزان لزمناً أكثر نتيجة الارتباط كما يتضح ذلك من الشكل (٢-٢) :



شكل (٢-٢) : الاقتراب من حالة الاتزان تحت ظروف التزاوج العشوائى لموقعين وراثيين مأخوذتين فى الاعتبار معا . تبين الخطوط البيانية قيمة عدم الاتزان D منسوبة إلى نفس القيمة من جيل البداية . تشير الخطوط البيانية الخمسة إلى درجات مختلفة من الارتباط بين الجينين كما هو موضح من قيم الاتحادات الجديدة بجانب كل خط . يشير الخط الموسوم بالقيمة 0.5 إلى عدم ارتباط الموقعين .

مثال : إذا كانت نسبة العبور بين جينين مرتبطين هي ١٠ % وكانت انحرافات تكرارات الجاميطات التجاذبية والتنافرية عن الاتزان هي ٢٥ % فى جيل البداية - احسب قيمة عدم الاتزان عقب ٥ أجيال من التزاوج العشوائى .

الحل :

$$d_t = d_0 (1 - x)^t$$

$$t = 5 , d_0 = 0.25 \text{ and } x = 0.1$$

$$\therefore d_t = 0.25 (1 - 0.1)^5 = 0.25 (0.9)^5 = .25(0.5905) = 0.148$$

كرر المثال السابق لو كانت نسبة العبور • % .
هذا وسوف نتناول اثر الجينات المرتبطة على اختلال التوازن الوراثي
في العشائر المندلية تحت موضوع الانتخاب الطبيعي Natural selection

التكرار الجيني في حالة الصفات المتأثرة بالجنس: Gene frequency in sex-influenced traits

مقدمة :

قد يتغير تعبير علاقات السيادة Dominance والتحتي Recessiveness لجين ما بدرجة كبيرة عندما تتعرض هذه العلاقات لظروف بيئية مختلفة .
وأبرز هذه الظروف هو تأثير الهرمونات الجنسية Sex hormones . ففسى
الصفات المتأثرة بالجنس (sex influenced traits) نجد أنّ الطرز
الجينية الخليطة Heterozygous genotypes سوف تعطى أشكالاً مظهرية مختلفة
في الجنسين - حيث تنعكس علاقات السيادة والتحتي بين أليلات الجين
الواحد . وهنا سوف نتناول الصفات المتأثرة بالجنس التي تكوّن
جيناتها محمولة فقط في الأوتوسومات . وتقدير التكرارات الأليلية للجين
المتأثر بالجنس تحسب بطريقة غير مباشرة في أحد الجنسين - وهي الجذر
التربيعي لتكرار الفئة المظهرية المتنحية في هذا الجنس وهي : $q = \sqrt{q^2}$
وبنفس الطريقة في الجنس المضاد يمكن تقدير قيمة p حيث : $p = \sqrt{p^2}$
وابتات تأثير الجنس يمكن الحصول عليه لو كان مجموع تقديرات كل
من p و q التي أجريت في الجنسين المختلفين تقرب من الواحد
الصحيح .

مثال ١

في العشرة الآدمية ، حالة الأصبع السبابة index-finger الأقصر من الأصبع البنصر ring finger محكومة بجين متأثر بالجنس ، حيث يظهر سائدا في الذكور ومتنحيا في الإناث . عينة من الذكور في هذه العشرة وجد أنها تحتوي على ١٢٠ فردا قصيرا لأصبع السبابة و ٢١٠ فردا طويلا لهذا الأصبع . أحسب التكرارات المتوقعة للأصبع الطويلة والأصبع القصيرة في إناث هذه العشرة .

الحل :

حيث أن علاقات السيادة قد انعكست في الجنسين ، دعنا نستعمل الحروف الكبيرة ذات الأرقام لترمز للآليلات في الجنسين لتجنب الخلط مع كل من رموز السيادة العادية والسيادة المشتركة ، كما يتضح من الجدول التالي :

الطراز الجيني Genotype	الشكل المظهرى	
	ذكور ♂♂	إناث ♀♀
$s^1 s^1$	قصيرة	قصيرة
$s^1 s^2$	قصيرة	طويلة
$s^2 s^2$	طويلة	طويلة

نفرض أن p = تكرار الأليل s^1 و q = تكرار الأليل s^2
 $\therefore p^2(s^1 s^1) + 2pq(s^1 s^2) + q^2(s^2 s^2) = 0.1$

في الذكور : أليل الأصبع الطويلة s^2 متنحى :

$$\therefore q = \sqrt{q^2} = \sqrt{210 / (120 + 210)} = \sqrt{0.64} = 0.8$$

$$p + q = 1$$

$$\therefore p = 1 - q = 1 - 0.8 = 0.2$$

في الإناث : أليل الأصبع القصيرة متنحى

$$\therefore p^2 + (0.2)^2 = 0.04 \text{ Or } 4 \%$$

أي ٤ % من الإناث في هذه العشيرة من المحتمل أنها تكون قصيرة الأصابع
السبابة ومن ثم فالباقي وهو ٩٦ % لا بد وأن تكن طويلة إصبع السبابة .

مسائل على التكرار الجيني للصفات المتأثرة بالجنس:

(١) الصلع baldness صفة وراثية متأثرة بالجنس ، سائدة في الذكور
ومتنحية في الإناث . عينة من الرجال حجمها ١٠٠٠٠ فرد وجد بها
٢٢٢٥ رجلا غير أصلع . في عينة ماثلة من النساء احسب المعدد
المتوقع من النساء غير الصلع .

(٢) وجود القرون في بعض قطعان الغنم ، صفة وراثية متأثرة بالجنس -
(سائدة في الذكور ومتنحية في الإناث) . عينة من الغنم الإناث
حجمها ٣٠٠ نعجة وجد أنها تحتوى على ٧٥ نعجة من ذوات -
القرون ، والمطلوب :

- (أ) احسب النسبة المئوية المتوقعة من الإناث خليطة التركيب الوراثي
(ب) احسب النسبة المئوية المتوقعة من الذكور ذوى القسرون

الحل :

(١) فى الذكور الأليل b (غير أصلح) متحى ، ومن ثم فتكرار الفئة
الوراثية المتنحية bb هو q^2 :

$$\therefore q^2 = 7225 / 10000 , q = \sqrt{q^2} = \sqrt{0.7225} = 0.85$$

$$\therefore p + q = 1 , \therefore p = 1 - q = 1 - 0.85 = 0.15$$

وفى الإناث الأليل b (غير أصلح) سائد ، ومن ثم فتكرار الفئة
الوراثية السائدة p^2 للذكور :

$$\therefore p^2 = (0.15)^2 = 0.0225$$

∴ نسبة الإناث غير الصلح هى :

$$1 - 0.0225 = 0.9775 = 97.75 \%$$

(٢) فى الإناث عديم القرون h متحى ، ومن ثم فتكرار الفئة الوراثية

المتنحية hh هو q^2

$$\therefore q^2 = 75/300 \quad \therefore q = \sqrt{q^2} = \sqrt{75/300} = \sqrt{0.25}$$

ومن ثم فنسبة الإناث الخليطة هى $\frac{1 - 0.5}{2} = 0.5$ فى عينة الأنثى

$$\therefore 2pq = 2 (0.5) (0.5) = 0.5$$

نسبة الذكور ذوى القرون على مستوى العشيرة (القطيع) هى :

$$\therefore p^2 + 2pq = (0.5)^2 + 2 (0.5) (0.5) = 0.75 = 75\%$$

التكرار الجيني في حالات الارتباط بالجنس
Gene frequency with six - linked traits

بالنسبة للجينات المرتبطة بالجنس فإن الوضع يكون أكثر تعقيدا عن الجينات الأوتوسومية ، وذلك لزيادة عدد التراكيب الوراثية المحتملة لوجود اختلاف في عدد الكروموسومات ما بين الجنس متماثل الجاميطات homogametic sex والجنس مختلف الجاميطات heterogametic sex . فإذا كانت الإناث xx والذكور xy ، فإننا نتوقع وجود خمسة تراكيب جينية في العشيرة لزوج واحد من الجينات ($A_1 - A_2$) ثلاثة في الإناث ($A_1 A_1, A_1 A_2, A_2 A_1, A_2 A_2$) واثنان في الذكور ($A_1 - A_2$) والملاحظة ما بين التكرار الجيني وتكرارات الطرز الجينية genotypes في الجنس متماثل الجاميطات هي نفس العلاقة بالنسبة للجينات الأوتوسومية السابق ذكرها . أما بالنسبة للجنس مختلف الجاميطات فيوجد فقط تركيبان وراثيان ، وكل فرد يحمل أليلا واحدا بدلا من اثنين . ولهذا السبب نجد أن $\frac{2}{3}$ الجينات المرتبطة بالجنس في العشيرة تكون محمولة في الجنس متماثل الجاميطات و $\frac{1}{3}$ الجينات يكون محمولا في الجنس مختلف الجاميطات .

وفي كلتا الحالتين نجد أن : $A_1 + A_2 = p + q = 1$

فإذا فرض أن الإناث هي الجنس متماثل الجاميطات (كما هو الحال في الإنسان والدروسيولا) نجد أن بها تراكيب جينية ، أما الذكور

(وهي الجنس مختلف الجاميطات) فيوجد بها تركيبان وراثيان فقط :

Females			اناث			males		ذكور
	A ₁	A ₁	A ₁	A ₂	A ₂	A ₂	A ₂	
Frequency:	P		H		O		R	S

Note : Females XX and Males XY

وذلك يكون تكرار الجين A₁ في الاناث : $P_f = P + \frac{1}{2} H$

يكون تكرار الجين A₁ في الذكور : $P_m = R$

∴ تكرار الاليل A₁ في العشيرة كلها هو : $\bar{P} = \frac{2}{3} P_f + \frac{1}{3} P_m$

$$= \frac{1}{3} (2P_f + P_m)$$

$$= \frac{1}{3} (2P + H + R)$$

من ذلك نستنتج القانون العام لحساب التكرار الجيني في حالة الارتباط بالجنس كالآتي (في العشيرة كلها) .

A ₁	P = 1/3 (2P + H + R)
A ₂	q = 1/3 (2Q + H + S)

حيث P = نسبة الاناث A₁A₁ = نسبة A₂A₂ في الاناث

H = نسبة الاناث A₁A₂

R = نسبة الذكور A₁ و S = نسبة الذكور A₂

(وعند التوازن في العشيرة نجد أن التكرار الجيني في الاناث = التكرار

الجيني في الذكور ()

واذا قدرنا التثاير الجيني ووجد أنه مختلف في الإناث عن الذكور دل ذلك على أن العشيرة ليست في حالة اتزان . ولا يتغير التكرار الجيني في العشيرة ككي ، لكنه يتذبذب بين الجنسين كلما اقتربنا من حالة الاتزان equilibrium . ويمكن توضيح السبب وراء ذلك من الاعتبارات التالية :

فالذكور تحصل على جيناتها المرتبطة بالجنس من أمهاتها فقط ، لذلك نجد أن p_m تكون مساوية لـ p_f في الجيل السابق . أما الإناث فانهن تحصل على جيناتها المرتبطة بالجنس بالتساوي من كلا الأبوين ، لذلك تكون p_f مساوية لمتوسط كل من p_m و p_f في الجيل السابق . فإذا رمزنا لتكرار النسل بالرمز p نجد الاتي :

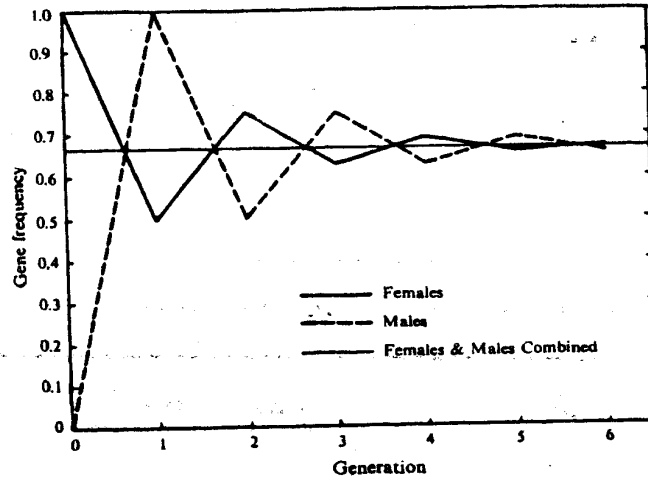
$$\begin{aligned} p'_m &= p_f \\ p'_f &= \frac{1}{2} (p_m + p_f) \end{aligned}$$

ومن ثم نجد أن الفرق في التكرارات بين الجنسين هو :

$$p'_f - p'_m = \frac{1}{2} (p_m + p_f) - p_f = -\frac{1}{2} (p_f - p_m)$$

أي أن هذا الفرق يساوي نصف الفرق في الجيل السابق ، لكن في الاتجاه العكسي . لذلك فإن توزيع الجينات بين الجنسين يتذبذب مرة لصالح الذكور ومرة لصالح الإناث ، لكن هذا الفرق يقل بنسبة ٥٠٪ عقب كل جيل من التزاوج العشوائي ، ومن ثم تقترب العشيرة بسرعة من حالة الاتزان حتى تصبح التكرارات متساوية في كلا الجنسين .

ويوضح الشكل (٢-٣) الاقتراب من حالة التوازن بتكرار جيني
 ٢. عندما تبدأ العشيرة بخلط اناث من طراز واحد (جميعها
 بالتركيب $A_1 A_1$) مع ذكور من الطراز الآخر (جميعها بالتركيب الجيني
 A_2) مع ترك أفرادها يتزاوجون عشوائيا .



شكل (٢-٣) : الاقتراب من حالة الاتزان تحت التزاوج العشوائى لجين
 مرتبط بالجنس ، مبينا التكرار الجيني بين الاناث ، وبين الذكور
 وفي الجنسين معا . تبدأ العشيرة باناث جميعهن من طراز واحد
 ($q_f = 1$) ، وذكور جميعهم من الطراز الآخر ($q_m = 0$) .

مثال :

قام العالم سيرل Searl عام ١٩٤٩ بحصر التكرارات لعدد من
 الجينات في عينة من القطط في مدينة لندن . وكانت الحيوانات

المختبرة قد أرسلت للمستشفى البيطرى لاعدامها ، ومن ثم فليس من
الضرورة أن تكون هذه القطط عينة عشوائية . ومن بين الجينات الستى
درمت الجين المرتبط بالجنس الخاص باللون البرتقالى "Orang (O)" للفراء
وجميع التراكيب الجينية الثلاثة للاناك يمكن التعرف عليها ، حيث أن -
الخليط سلحفائى "tortoiseshell" أو "كاليكو Calico" . ولقد
أختبرت البيانات المتجمعة لتوقعات قانون هاردي - فاينبرج لادراك ما إذا
كان هناك دليل على عدم التزاوج العشوائى . والبيانات مدونة فى الجدول
التالى :

عدد الأفراد				Number of individuals		
الذكور		Males		الاناث		Females
+	O	+	O	++	+ O	OO
أسود	برتقالى	أسود	برتقالى	الجميع	سلحفائى	أسود الظهر
311	42	353		338	54	277
				338	61.2	273.4
					3.4	
$\chi^2 = 4.6, P = 0.04$ للاناث						

— الاختبار الاول : هو تحديد ما اذا كان التكرار الجينى متساويا فى
كلا الجنسين :

- ٨١ -

عدد الجينات			التكرار الجيني لـ o
+	0	Total	q
608 في الاناث	68	676	0.101
311 في الذكور	42	353	0.119

— والاختبار الثانى هو اختبار تكرارات الطرز الجينية فى الاناث للتوازن مع قانون هاردى - فاينبرج ، كما هو مبين فى الجدول الاول ، وذلك باستخدام التكرارات الجينية التى حسبت .

يتضح ان التكرار الجينى فى الذكور اكبر قليلا من الاناث لكسـ الفرق غير معنوى ، مما يدل على أنه لا يوجد سبب للاعتقاد بعدم وجود اتزان فى العشيرة ، إلا أن الاختلافات الموجودة بين الأعداد المشاهدة والأعداد المتوقعة — لو كانت حقيقة ، فإن ذلك قد يكون لعدم التوازن العشوائى ، أو لصغر العينة .

التكرار الجينى فى حالة الارتباط بالجنس فى العشائر الطبيعية :

Sex- Linkage in Natural Populations

عندما يكون بين أليلى جين مرتبط بالجنس سيادة مشتركة فإن كلا من الطرز الجينية الخمسة المختلفة فى الذكور والاناث يكون له شكل مظهرى فريد unique ، وإذا كانت أعداد الذكور والاناث متساوية فى العشيرة ، فإن التكرارات الجينية يمكن حسابها بسهولة من تكرارات الأظم الجينية طبقا للمعادلة التى سبق ذكرها $(p \text{ males} + 2 p \text{ Females})/3$ حيث P هو تكرار الأليل مشترك السيادة — مثلا A .

أما اذا كانت أعداد كل من الذكور والاناث غير متساوية فى العشيرة

فان تقدير p الآتى يمكن استعماله :

$$p = \frac{n_{AA}^2 + n_{Aa} + n_A(Y)}{2N_f + N_m}$$

$$\begin{aligned} \text{حيث } N_f &= \text{عدد الاناث الكلى فى العشيرة} \\ N_m &= \text{عدد الذكور الكلى فى العشيرة} \\ n_{AA} &= \text{عدد الاناث ذوات التركيب الجينى AA} \\ n_{Aa} &= \text{عدد الاناث ذوات التركيب الجينى Aa} \\ n_A(Y) &= \text{عدد الذكور ذوى التركيب الجينى A} \end{aligned}$$

ولتقرير ما اذا كانت العشيرة فى حالة اتزان أم لا ،يجرى اختبار ان
كما ذكرنا سابقا . الاول لمعرفة ما إذا كان تكرار p متماثلا فى كسل
من الذكور والاناث باستعمال اختبار مربع كاي للتلازم - Contingency chi-square test
والثانى مقارنة تكرارات الطرز الجينية المشاهدة والمتوقعة
فى الاناث بعد اتمام الاختبار الاول .

مثال :

فى عينة من ٢٨١ فردا من القطط فى مدينة بوسطن بالولايات المتحدة
وجد العالم Todd البيانات الموضحة فى الجدول التالى (جدول ٥-٢) .

جدول (٥-٢) : تكرارات الطرز الجينية ، اعداد الجينات واختبار مربع
كاي للاستقلال بين عدد الجينات والجنس فى عينة من ٢٨١ فردا .
انظر جسم الجدول فى الصفحة التالية .

عدد التراكيب الجينية				عدد الجينات	
+	/	+	y/y	+	y
إناث	102	48	4	(a) 252	(c) 5 b
ذكور	99		28	(b) 99	(d) 28

$$\text{Contingency } (X^2) = \frac{[(ad-bc) - \frac{1}{2} N]^2 N}{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}$$

$$= \frac{[(252)(28) - (99)(56)]^2 (435)}{(2452 + 99)(252 + 56)(99 + 28)(56 + 28)}$$

$$= 0.885$$

$$\text{freq. of } y = \frac{2(4) + 48 + 28}{2(154) + 127} = \frac{84}{435} = 0.193$$

والآن يمكننا احلال هذه القيمة الاخيرة فى حساب قيم التوازن المتوقعة
لتكرارات التراكيب الجينية فى الاناث وحساب مربع كاي كما هو موضح فى
الجدول (٦-٢) .

جدول (٦-٢) : حساب مربع كاي لتكرارات التوازن بين التراكيب الجينية للاناث
(تكرار $y = 0.193$ و $+ = 0.807$) .

التركيب الجينى			
++	+/y	y/y	المجموع
المشاهد	102	48	4
المتوقع	$154(0.807)^2 = 100$	$2(0.193)(0.807) = 48$	$154(0.193)^2 = 6$
X^2	= 0.70		

من قيمة مربع كاي وهي (0.70) وعند درجة حرية واحدة يكون الفرق غير جوهري مما يدل على أن العشيرة متزنة وراثيا .

التكرار الجيني في حالة السيادة الناع للجينات المرتبطة بالجنس :

عند ما يكون أحد أليلي الجين المرتبط بالجنس سائدا سيادة تامة على أليله المتنحي ، ففي هذه الحالة نجد أن فئتين من الفئات الوراثية للاناث لا يمكن تمييزهما من بعض مظهريا . وفي هذه الحالة يمكن استعمال تقديرات التكرار الجيني في الذكور لحساب التكرارات المتوقعة للتراكيب الوراثية للاناث . ففي المثال السابق (أنظر الجدول) لو فرضنا أن الأليل (+) سائد تماما ، فإن المظهر السلحفائي لا يمكن تمييزه مظهريا . وتكرار الأليل Y والذي تم حسابه من البيانات هو $\frac{28}{127} = 0.220$ وتكرار الأليل (+) $= 1 - 0.220 = 0.780$

وبناء على ذلك نجد تكرارات التراكيب الوراثية في الاناث هو :

$+ / +$	$+ / Y$	Y / Y
$(0.780)^2$	$2(0.780)(0.220)$	$(0.220)^2$

ولما كان يفترض أن الطرازين الجينيين $+ / Y$ متماثلان مظهريا ، فإن

التكرارات المظهرية للاناث تكون بالتقريب هي :

أصفر	غامق
(Y)	$(+)$
$(0.220)^2$	$1 - (0.220)^2$

أصفر

غامق

أو حوالي : ١٤٧ (+) و Y (٧) وبمقارنة هذه القيم

المتوقعة بالقيم المشاهدة (وهي ١٥٠ (+) و ٤ (٧)) ، نجد أن قيمة

مرح كاي حوال ١٤ر٠ عند درجة حرية واحدة وهذه غير جوهرية مما يؤكد ان العشيرة في حالة اتزان وراثي .

ملحوظة هامة :

لا حظ ان العلاقة بين تكرار الشكل المظهري المتنحي المرتبط بالجنس في الذكور والاناث هي : q^2 : q او q : q^2 ؛ فعندما تكون قيمة $q = 0.1$ ، فان تكرار الذكور المتنحية يكون ١٠ أمثال تكرار الاناث المتنحية الاصلية . ومن ثم كلما كانت قيمة q أصغر كلما كان تكرار المظهر المتنحي بين الذكور أعلى نسبيا . فعلى سبيل المثال ، صفة النزف الدموي (الهيموفيليا Hemophilia) وهي صفة مرتبطة بالجنس تكرارها بين الذكور الادمية حوالى ١ في كل ١٠٠٠٠ ، وعلى العكس من ذلك ، فاننا نتوقع تكرارها في الاناث يكون $(0.0001)^2$ ، أى حوالى سيدة واحدة بين كل مائة مليون سيدة تكون نازفة hemophilic ، وهذا التوقع يتفق بدرجة كبيرة مع الحالات النادرة جدا للنزف الدموي التسمى لوحظت بين بنات حواء .

الاختبار الاحصائي للتوازن الوراثي لموقع جينى :

Testing a locus for equilibrium:

في الحالات التى تدخل فيها السيادة التامة ، فإن فئة الخليط تكون غير مميزة مظهريا من الفئة السائدة الاصلية . ومن ثم توجد طريقة لاختبار القيم المتوقعة بناء على قانون هاردي - فاينبرج بالنسبة للقيم المشاهدة من البيانات - ما لم تحلل الفئات المظهرية السائدة بطرق وراثية

— كمشاهدة نسل التلقيح الاختبارى • فقط فى حالات السيادة المشتركة
يمكن مقارنة القيم المشاهدة مع القيم المتوقعة طبقا لقانون مربع كسلى التقليدى
درجات الحرية :

إن عدد المتغيرات Variables فى اختبارات مربع كاي لتوازن هاردى-
فاينبرج ، ليست ببساطة هى عدد الفئات المظهرية مطروحا منها واحداً
(كما هو الحال فى اختبارات مربع كاي فى الوراثة المندلية التقليدية) •
أما فى حالة قانون هاردى - فاينبرج ، فإن عدد المتغيرات المشاهدة
observed variables (عدد الفئات المظهرية = K) يتحدد باختبار
مدى توافقها مع نسبة تكرارات هاردى - فاينبرج المتوقعة والمتكونة
بواسطة متغيرات إضافية (عدد الآليات أو عدد التكرارات الآلية وهى =
(r =

ففى هذه الحالة يوجد لدينا :

(K-1) درجات حرية لعدد الفئات المظهرية

(r-1) درجات حرية لتكرارات الآليات ، أى أن :

عدد درجات الحرية المشترك هو :

$$Df = (k - 1) - (r - 1) = k - r$$

وفى معظم حالات اختبارات مربع كاي للتوازن equilibrium حتى
فى حالات الآليات المتعددة ، فإن عدد درجات الحرية يكون مساوياً لعدد
الفئات المظهرية مطروحا منها عدد الآليات •

$$\text{درجات الحرية} = \text{عدد الفئات المظهرية} - \text{عدد الآليات}$$

الباب الثالث
قوى التطور ودورها في تغيير
الاتزان الوراثي في العشائر

مقدمة :

التطور evolution هو العملية التي بمقتضاها تتغير الكائنات الحية من نوع إلى آخر . ومعظم هذه التغيرات تنتج تدريجيا خلال العصور الجيولوجية ذات الأزمان السحيقة . وكما أوضحنا عند مناقشة قانون هاردي - فاينبرج للتوازن الجيني ، فإن العشيرة تبقى في حالة توازن equilibrium دون تغيير إذا توفرت لهذه العشيرة الشروط الخاصة بهذا القانون . ومعرف عوامل عديدة لها القدرة على تغيير البنيان الوراثي للعشيرة . وهذه العوامل تسبب الاخلال بشروط قانون هاردي - فاينبرج ، وتشمل :

- ١ - الهجرة Migration
 - ٢ - الطفرة Mutation
 - ٣ - الانتخاب Selection
 - ٤ - الانجراف (التباعد) الوراثي العشوائي Random genetic drift
- ونحدث العوامل الثلاثة الأولى باستمرار ، وهي تميل إلى تغيير التكرار الجيني بطريقة يمكن التنبؤ بها سواء من الناحية الكمية أو الاتجاهية Amount & Direction ، أما العامل الرابع (وهو الانجراف الوراثي) فهو عملية عشوائية Dispersive process ويمكن التنبؤ بها في الكمّ amount وليس في الاتجاه Direction . وفي الفصول التالية سوف نتناول تأثير كل من هذه العوامل بطريقة رياضية مبسطة ، أما استخراج المعادلات المعقدة فسوف نتركه للدراسات المتقدمة في علم وراثية العشائر .

تفترض شروط الاتزان الوراثة أن العشيرة مغلقة • بمعنى أنها ليست عرضة لتأثيرات خارجية بواسطة الهجرة • ويمكن لل تكرارات الجينية Gene frequencies أن تتغير عندما تتعرض العشيرة لأفراد مهاجرة من عشيرة أخرى • ويتوقف التغير في التكرار الجيني Δq الناتج من الهجرة على نسبة الأفراد المهاجرة (i) في كل جيل. يمكن التعبير عن الفرق في التكرارات الجينية بين أفراد العشيرة الأصلية والأفراد المهاجرين $(q_n - q_i)$ بالمعادلة التالية :

$$\Delta q = i (q_n - q_i)$$

ولكى تختلف عشيرتان وراثيا على أسس تطورية - والتي بدورها تؤدي إلى التفرع Speciation (تكون أنواع جديدة) • فإنهما أولا - لابد وأن تصبحا منعزلتين عن بعضهما جغرافيا • وإذا فرضنا أن نوعا ما Species قد انفصل إلى اثنتين أو أكثر من العشائر المنعزلة (demes) جغرافيا • فإن كلا من العشائر المستقلة سوف تتبع طرقا تطورية مختلفة للأسباب التالية :

- أ - ظهور طفرات مختلفة في المجموعات المنفصلة من الكائنات الحية •
 - ب - الطفرات والتوافيق الجينية gene combinations التي تظهر في العشائر المنفصلة سوف يكون لها قدرات توارثية Adaptive values مختلفة في البيئات الجديدة •
 - ج - الكائنات التي تستوطن منطقة جغرافية معينة • وتكون عشيرة منعزلة isolated population قد لا تكون مثلة للمجموعة التي انشقت عنها • ومن ثم توجد تكرارات جينية مختلفة منذ البداية (الأساس Founder Principle).
 - د - حجم العشيرة الجديدة قد يكون صغيرا خلال فترات معينة • ومن ثم قد تتكون "اختناقات وراثية" تنشأ منها كل الكائنات التي سوف تتكون بعد ذلك • وترتب على ذلك أن التكرارات الجينية سوف تذبذب في اتجاهات غير متوقعة خلال فترات العشائر صغيرة الحجم (الانجراف الوراثة Genetic drift) •
- وعندما تباعد الهجرة Migration بين عشيرتين في مناطق جغرافية مختلفة •

فإنّ مستودعيهما الجينيين their gene pools سوف يصبحان الكيانين المنعزليين —
الضروريين لتجمع الاختلافات الوراثية . وإذا أمكن للمستودعين الجينيين المشقين أصلاً
من عشيرة واحدة أن يبقيا منعزلين لفترة كافية من الزمن ، فإنّ هذه الاختلافات
الوراثية سوف تتسع وتصبح أكبر ، مما يترتب عليه أنّ أفراد إحدى العشيرتين تصبح غير
قادرة على التزاوج — أو على الأقل غير قادرة على تكوين نسل حي — أو خصب — مع
أفراد العشيرة الأخرى حتى لو بقيت هذه الأفراد غير منعزلة عن بعضها .
وهنا فإن العشيرتين تصبحان منعزلتين تناسلياً ^{isolated} reproductively عن بعضهما .
وبناء على ذلك يمكن أن يُطلق عليهما أنهما نوعان بيولوجيان مختلفان . يمكن أن
يحدث تطور كبير (اختلاف وراثي واسع) في عشيرة ما بدون تقسيم العشيرة إلى أنواع
مختلفة . وعلمية نشأة الأنواع (التنوّع Speciation) — كجال من مجالات
التطور — تقع خارج نطاق الأسس المأخوذة في الاعتبار ضمن هذا الموضوع .

الطفرة Mutation:

الطفرة في حد ذاتها هي أحد العناصر الرئيسية في التطور البيولوجي . فإذا تعرّض
نوع Species ما لبيئات مختلفة خلال فترات زمنية طويلة ، فإنّ قدرته على البقاء تصبح
مُعْتَبَدَةً على مخزونة من التباين الوراثي لتكوين تراكيب وراثية جديدة بمجالات جديدة
من التحمل tolerance تجعل بعض أفراد العشيرة قابلاً للحياة وتكاثر نوعها .
والميكانيكيات الجنسية Sexual mechanisms يمكنها إنتاج كمية كبيرة — لكن
محدودة — من التوافيق الوراثية Genetic combination . وحتى أحسن التراكيب
الوراثية المتوائمة تحت الظروف الحالية قد لا تكون قادرة على الحياة في وقت ما في المستقبل
تحت ظروف بيئية مختلفة . وما لم تنشأ أو تُستجَلَب مواد وراثية جديدة إلى المستودع الجيني
بواسطة الطفرة ، فإن عملية التطور سوف تُحدَد فقط بالتراكيب الوراثية القادرة على
البقاء تحت الظروف البيئية غير المناسبة والموجودة فعلاً في العشيرة ، وتحدد الطفرات
ال تلقائية Spontaneous mutations باستمرار بغض النظر عن الاحتياج المباغر لها .
ومعظم الطفرات إما أنها عديمة القيمة أو أنها ذات تأثير ضار تحت الظروف البيئية

السائدة • وتعمل الطفرات الضارة لأن تستبعد من العشيرة أو تستبقى بتكرار منخفض بواسطة الانتخاب الطبيعي • ومن آن لآخر ، وعندما تحدث طفرة ذات فائدة ، فإن القوى الانتخابية selective forces تعمل على زيادة تكرارها في العشيرة على حساب اليلاتها الأقل فائدة • ومن ثم ، يمكن اعتبار الطفرات بأنها المواد الخام وأن الانتخاب الطبيعي بأنه القوة الدافعة لعملية التطور •

ومعظم المواقع الجينية لها معدل طفور Mutation rate يتراوح ما بين 10^{-6} إلى 10^{-10} ، أى طفرة واحدة في الـ ١٠٠,٠٠٠ إلى طفرة واحدة في المليون • ومن ثم ، فالضغط الطفري Mutation pressure في حد ذاته ليس عادة عاملاً أساسياً ذات أهمية في تغيير التكرار الجيني • وفي الحقيقة ، فإن وجود ميزة إنتخابية Selective advantage ضئيلة ، أو انعدام الميزة الانتخابية لآليل معين لا يمكنه أن يؤثر كلياً على تغيير التكرار الجيني الناتج من الضغط الطفري • وبالرغم من ذلك لو كان الضغط الوحيد الذى يعمل على موقع جيني معين هو الطفرة فقط ، ولو أعطى الوقت الكافى ، فإن التكرارات الجينية سوف تتغير تدريجياً ثم يقف هذا التغير عندما تصل هذه التكرارات إلى حالة الاتزان ، معتمدة في ذلك على معدلات الطفرور الأمامية Forward mutations ومعدلات الطفرور العكسية Back mutations .

وكل جين له معدل طفور Mut. rate خاص في العشيرة • وعادة لا تتكيفاً معدلات الطفرور الأمامية و العكسية لنفس الجين • فلو فرضنا أن التكرار الأولي للآليل A_1 هو p_0 وأن التكرار الأولي للآليل A_2 هو q_0 ، وأن معدل طفور A_1 إلى A_2 هو u ، وأن معدل الطفرور العكسى لـ A_2 إلى A_1 هو v (وهذا أقل بكثير جداً من الطفرور الأمامية) • فإن التغير في تكرار الآليل A_2 وهو Δq يرمز به - في خلال جيل واحد نتيجة للضغوط الطفرية المتفارقة يكون كما يتضح من المعادلة التالية :

$$\Delta q = up_0 - vq_0$$

وبعد ذلك فإن عدم التوازن الأولي initial disequilibrium في التكرارات الجينية يختال ثم يختفى باستمرار في الأجيال المتعاقبة حتى أنه عند التوازن تصبح $\Delta q = 0$

و $u p = v q$ ومن ثم تكون التكرارات الأليلية هي :

$$\hat{q} = \frac{u}{u + v} \quad \text{and} \quad \hat{p} = \frac{v}{u + v}$$

وعند ما تتساوى قيم \hat{q} و \hat{p} أي معدلات الطفرور في الاتجاهين $u = v$ فإن التوازن في التكرارات الجينية المتوقعة \hat{q} و \hat{p} سوف يكون متساويا . أما عندما تختلف معدلات الطفرور فإن تكرارات التوازن equilibrium frequencies سوف تختلف أيضا - فعلى سبيل المثال لو أن $u = 0.00005$ و $v = 0.00003$ فإن تكرار التوازن المتوقع \hat{q} هو :

$$\hat{q} = \frac{u}{u + v} = \frac{5}{8} = 0.625$$

ول \hat{p} هو :

$$\hat{p} = \frac{v}{u + v} = \frac{3}{8} = 0.375$$

يتضح من ذلك أن معدلات تكرارات التوازن التي يمكن الوصول إليها بواسطة الطفرة عادة ما تكون بطيئة. وهذه يمكن حسابها من خلال القيمة (Δq)

الانتخاب : Selection

وضع تشارلس داروين C. Darwin أسس التطور البيولوجي الحديث في كتابه " نشأة الأنواع بواسطة الانتخاب الطبيعي " الذي نُشر عام ١٨٥٩ . فقد لاحظ داروين أن الكائنات الحية لها قدرة تناسلية تفوق بكثير أعداد النسل المتكون لها في عشيرة ملاحظة على ذلك . فإن حجم معظم المشاعر يميل لأن يبقى ثابتا نسبيا من جيل إلى جيل . فعلى سبيل المثال : تضع أنثى سمك الغمد Cod fish ملايين البيض . لكن لم يلاحظ تزايد في حجم العشيرة الطبيعية في الأجيال المتعاقبة حيث التنافس على الضروريات الأساسية للحياة مثل الغذاء والحماية والمكان . . . إلخ يُحدد عدد الأفراد التي يمكنها أن تقطن نفس المكان (أي تمارس نفس نمط الحياة) . ونساء على ذلك عزى داروين الفرق بين القدرة التناسلية والحجم الحقيقي للعشيرة إلى قوة الانتخاب الطبيعي Natural selection حيث تعيش الأفراد الأكثر قوة والأكثر مواءمة لكي تكاثر نوعها . يمكن تعريف الانتخاب - باختصار - على أنه " التكاثر التفاضلي differential reproduction اللاعشوائي للتراكيب الوراثية " . إن القوانين التي تحكم التوارث لم تكن معروفة عندما وضع داروين كتابه . لكن باستكشاف علم الوراثة الحديث فإن نظرية التطور قد تطورت إلى علم . وأصبحت الآن قادرة على أن تُفسر كثيرا من أسسها في مضمون رياضي .

ان أحد ضوابط قانون هاردي - فاينبرج - يفترض غياب الانتخاب داخل العشيرة .
وسوف تتغير التكرارات الجينية لو أن أحد التراكيب الوراثية أعطى نسلا أعلى في المتوسط
عن تركيب آخر . وتقاس القيمة التوافقية " Adaptive value " أو القدرة على البقاء " Fitness
لتركيب وراثي ما بإسهامه النسبي من النسل الذي يتكون في الجيل

التالى . ويحدث الانتخاب عندما يكون أحد التراكيب الوراثية أكثر توافقا (more adaptive)
أو أكثر قدرة على البقاء " more fit " عن التركيب الآخر .
إنَّ عمق الانتخاب Intensity of selection يُعبر عنه بالمصطلح " معامل الانتخاب
Coefficient of selection (يرمز له بالرمز s) - ويُعرف بأنه التفاضل
النسبي في تكوين الجاميطات لتركيب وراثي معين بالمقارنة بتركيب وراثي آخر -
(عادة الأكثر قدرة على البقاء " The more fit ")

مثال (١) : دعنا نأخذ في الاعتبار ثلاث حالات تكون فيها القدرة على البقاء
Fitness مختلفة بين التراكيب الوراثية - لموقع وراثي له أليلان هما: A_1 A_2 :

الحالة الأولى : سيادة تامة بالنسبة للبقاء (الموائمة) (Fitness)

التركيب الجيني	الموائمة Fitness
$A_1 A_1$	1
$A_1 A_2$	1
$A_2 A_2$	1-s

فعندما تكون الموائمة Fitness لأكثر الطرز قوة هي 1 ، عندئذ تكون
الطرز غير المرغوبة والتي يحمل الانتخاب ضدها بقوة قدرها (s) لها متوسط
موائمة fitness في العشيرة قدره (1-s) .

فلو كانت قيمة (s) تساوى ٠.٢ . لكل ١٠٠ زيجوت ناتجة من التراكيب
المرغوبة (وهى $A_1 A_2$ و $A_1 A_1$) فإن التركيب الوراثي غير المرغوب ($A_2 A_2$)
ينتج نسلا أقل بـ ٢٠% أو :
 $1 - s = 1 - 0.2 = 0.8$ or 80 zygotes

الحالة الثانية : سيادة جزئية Partial dominance بالنسبة للموامة fitness
تحدث عندما يكون التركيب الوراثي الخليط Heterozygote أقل موامة من أحده
التركيب الأصيلة Homozygote ، لكنه أكثر موامة more fit عن التركيب الأصيل
الآخر :

Genotype التركيب الجيني	Fitness الموامة
$A_1 A_1$	1
$A_1 A_2$	$1 - s_1$
$A_2 A_2$	$1 - s_2$

فلو كانت $s_1 = 0.05$ و $s_2 = 0.35$
عندئذ - وفي المتوسط لكل ١٠٠ زيجوت تتج بواسطة التركيب $A_1 A_1$ نجد فقط
٩٥ و ٦٥ زيجوتا سوف تتج - على التوالي - بواسطة كل من $A_1 A_2$ و $A_2 A_2$.
فاذا فرض أن التركيب الوراثي $A_2 A_2$ مبيد ، عندئذ تكون $s_2 = 1$ وتكون الموامة =
صفرا .

الحالة الثالثة : في حالة السيادة الغائقة Overdominance وهي عندما تعطى الافراد
الهجينة نسلا أكثر بالنسبة للأصليين فتكون الموامة fitness كالآتي :

Genotype	التركيب الوراثي	Fitness	الموامة
$A_1 A_1$		$1 - s_1$	
$A_1 A_2$		1	
$A_2 A_2$		$1 - s_2$	

وعندما تكون الافراد الهجينة متفوقة على فئتي الافراد الاصيلة من ناحية الموامة ،
فان كلا الاصيلين يميلان للبقاء في العشيرة ، وترتب على ذلك تواجد كلا الفئتين
الاصيلتين في العشيرة . وعندما يتواجد مظهران أو أكثر في العشيرة (ويتوقف ذلك على
عدد الاليلات للموقع الوراثي وظروف السيادة بينها) يتكررات عالية نسبيا -

فتسمى هذه الحالة بـ "تعدد المظاهر Polymorphism" وأحد تفسيرات ظاهرة تعدد المظاهر في العشيرة هي السيادة الفائقة وعلاقتها بالمواءمة fitness (وهي ما يسمى بتعدد المظاهر المتوازن Balanced polymorphism) .

ملاحظة: يجب عدم الخلط بين كل من "طول العمر Longevity" وقوة النمو vigor وبين القيمة التوافقية Adaptive value or fitness —
 نميلاً تركيب وراثي قد يكون له متوسط عمر ١٠٠ سنة أو أكثر ويكون له مظهر قوي وما لم يكن له القدرة على إنتاج بعض النسل — فإن موافقته في العرف التطوري قد تكون صفراً . والتغيرات المظهرية التي تحدث في فرد ما أثناء حياته لا علاقة لها بعمليات التطور . والتطور يعمل فقط بين الأجيال المتعاقبة في عشيرة من الكائنات الحية .

ان سرعة تغير التكرارات الجينية في وقت ما تعتمد على قيمة العنق الانتخابي intensity of selection (s) للتكرار الجيني وعلى حالات السيادة وعلاقتها بالمواءمة .

(١) الانتخاب ضد الجينات الميئة المتحيية :

Selection Against a Recessive Lethal

التركيب الوراثي الذي لايسمح للكائن بالحياة حتى طور البلوغ ، أو الذي يجعل الكائن عقياً ، له درجة مواءمة fitness = صفر ، والانتخاب ضده يكون تاماً (s = 1) . وفي كل جيل ، فإن الانتخاب سوف يستبعد كل التراكيب الوراثية الميئة المتحيية . والجين المتحي سوف يبقى فقط داخل العشيرة في الأفراد السائدة الخليطة . فلو فرضنا أن (q) هي تكرار الأليل المتحي للجين ، عندئذ فإن الانتخاب سيكون مؤثراً جداً في تغيير التكرار بالنسبة للأليل الميت عندما يكون تكرار (q) عاليا نسبياً في العشيرة — وذلك لأن نسبة عالية من q^2 في العشيرة سوف تكون مظهرها متحيية وغير قابلة للحياة inviable . وكلما أصبحت (q) أصغر فإن نسبة كبيرة من الأليل المتحي سوف تختفي في التراكيب الخليطة وتهرب من الانتخاب . وترتب على ذلك أن التغير في التكرار الجيني — من جيل لآخر q^2 يكون أصغر

باضطراب ، كما يتضح من المعادلة التالية :
معادلة رقم (١)

$$\Delta q = - \frac{q^2}{1 + q}$$

ويمكن حساب عدد الاجيال (n) اللازمة لتغيير التكرار بالنسبة للآليل المهيمن من تكراره الاولي initial frequency (q_0) الى أى تكرار مرغوب (q_n) طبقاً للمعادلة التالية :

معادلة رقم (٢)

$$n = \frac{1}{q_n} - \frac{1}{q_0}$$

ملحوظة : جميع المعادلات التى تتبأ بعدد الاجيال (n) اللازمة للوصول إلى تغيير ما فى التكرار الجينى تفترض أن تبقى ظروف البيئة ثابتة خلال الفترة اللازمة للتغيير - ومن ثم يكون معامل الانتخاب ثابتاً أيضاً . وهذا الافتراض لا يمكن تطبيقه لفترات طويلة من الزمن اللازم للتطور حيث أن البيئة تتغير باستمرار - (أحيانا بسرعة وأحيانا أخرى ببطء) . فمثلا تركيب وراثى ما قد يكون عديم الميزة الانتخابية Selective disadvantage فى أحد البيئات ، لكنه يكون ذا مواءمة جيدة فى بيئة أخرى جديدة . ومرتب على ذلك ، أن التكرارات الجينية قد تتذبذب fluctuate لأعلى ولأسفل كلما غيرت البيئة درجات المواءمة fitness values للتركيب الوراثية المختلفة فى العشيرة .

(٢) الانتخاب الجزئى ضد المتنحى : Partial selection against recessive

لو كانت مواءمة fitness التركيبين الوراثيين السائدين (AA , Aa) هى 1 ، عندئذ فان مواءمة التركيب الوراثى المتنحى هى (1-s) ويكون التغيير فى تكرار الآليل المتنحى لكل جيل (هو Δq) صغيرا عندما تكون قيمة (q) نفسها إما عالية جدا أو صغيرة جدا . وأعلى قيمة لـ Δq يمكن الحصول عليها عندما تكون قيمة q متوسطة . ويمكن حساب التغيير فى التكرار الجينى Δq من المعادلة التالية :

معادلة رقم (٣)

$$\Delta q = \frac{-sq^2(1-q)}{1-sq^2}$$

مثال : عندما تكون
 $s = 0.2$
 $q = 0.9$

نجد أن التغير في التكرار الجيني يكون : $\Delta q = \frac{-0.2 (0.9)^2 (1 - 0.9)}{1 - (0.2) (0.9)^2} = -0.01933$

وبالمثل ، وباستعمال نفس معامل الانتخاب السابق ($s=0.2$) وعندما تكون قيمة $q = 0.1$ نجد أن $\Delta q = 0.02631$ وعندما تكون :

نجد أن $(\Delta q = -0.001803)$

وعندما يكون معامل الانتخاب (s) ضد المتنحي صغيرا ، فإن التغير في التكرار الجيني سوف يكون بطيئا جدا حيث أن القيمة (sq^2) في مقام المعادلة رقم (٣) السابقة تصبح صغيرة بالمقارنة بالقيمة واحد لدرجة أنه من الناحية العملية يمكن اعتبار قيمة المقام واحد صحيح. ونحت هذه الظروف عدد الاجيال اللازمة (n) لتغيير التكرار الجيني الأولى (q_0) لاتي تكرار مرغوب (q_n) يمكن تقديره بالمعادلة التالية :

$$n = \frac{(q_0 - q_n) q_0 q_n + \log_e \left\{ \frac{q_0 (1 - q_n)}{[q_n (1 - q_0)]} \right\}}{s} \quad \text{(معادلة ٤)}$$

(معادلة ٤) =

حيث لوغاريتم $\log_e = 2.71828$ $= e$

(٣) الانتخاب في غياب السيادة : Selection in the absence of dominance

نفترض حالة تكون فيها موافقة الخليط fitness of heterozygote

في المنتصف تماما بين التركيبين الأصليين ، كما يتضح من الآتسى :

Genotypes	$A_1 A_1$	$A_1 A_2$	$A_2 A_2$
Fitness	1	$1 - \frac{1}{2}s$	$1 - s$

يمكن حساب التغير في التكرار الجيني في هذه الحالة من المعادلة التالية :

$$\Delta q = \frac{-\frac{1}{2} qs (1 - q)}{1 - sq} \quad \text{معادلة رقم (٥)}$$

إن الانتخاب ضد الزيجوتات عديدة السيادة معادل للانتخاب المباشر ضد

الجاميطات • وعند عمق انتخابي ثابت فإن القيمة Δq تتغير بسرعة أكبر عند الانتخاب الجاميطي عما عند الانتخاب الزيجوتي •

وتحت ظروف الانتخاب في غياب السيادة • نجد أن عدد الاجيال (n) اللازمة للتأثير في تغير التكرار الجيني الاولي (q_0) لائى تكرار مرغوب (q_n) يكون طبقا للمعادلة

التالية :
معادلة (٦)
$$n = \frac{\log_e \{ q_0 (1-q_n) / [q_n (1-q_0)] \}}{s}$$

e = base of Napierian or natural logarithm = 2.71828

(٤) الانتخاب في صالح التراكيب الخليطة : Selection favouring Heterozygotes

Stable equilibrium

تميل التكرارات الجينية الى الوصول الى توازن ثابت
عند ما يكون التركيب الخليط متفوقا في المواءمة
من التركيبين الاصليين •

$$A_1 A_1 = 1 - s_1$$

$$A_1 A_2 = 1$$

$$A_2 A_2 = 1 - s_2$$

فإذا فرضنا أن مواءمة $A_1 A_1$ هي

ومواءمة $A_1 A_2$ هي

ومواءمة $A_2 A_2$ هي

من ذلك نجد أن التغير في التكرار الجيني للجيل الواحد هو :

معادلة رقم (٧)
$$\Delta q = \frac{pq (s_1 p - s_2 q)}{1 - s_1 p - s_2 q_2}$$

وتكون قيم التوازن Equilibrium values للاليل A_1 (p) وللاليل A_2 (q)

مستقلة عن التكرار الجيني الاولي - وتحدد هذه القيم كلية بواسطة معاملات الانتخاب ضد التراكيب الاصلية • كما يتضح من المعادلات التالية :

$$\hat{p} = \frac{s_2}{s_1 + s_2} \quad \text{and} \quad \hat{q} = \frac{s_1}{s_1 + s_2} \quad \dots (٨)$$

Genetic Drift

الانجراف الوراثى :

إن أحد الضوابط الهامة لصحة قانون التوازن الجينى هو افتراض كبير حجم العشيرة (فى الحقيقة عدد لانهاى) . ومن ثمّ فالعملية التمثلية العشوائية للانجراف الوراثى تصبح ذات أهمية فى تغيير التكرار الجينى فقط فى العشائر الصغيرة . كما أنّ التربية الداخلية لا يمكن تجنبها فى العشائر الصغيرة . وكما هو معروف فإنّ التربية الداخلية تقلّل من حالة الخلط الوراثى heterozygosity وتزيد من نسبة التآصل الوراثى homozygosity فى العشيرة . ومن ثمّ يمكن القول بأنّ الانجراف الوراثى يمكنه أن يغير التكرارات الجينية جوهرياً من خلال التربية الداخلية . وكما هو معروف من تحليلات مربع كاي ، فإنّ الانحرافات الكبيرة عن القيم المتوقعة تظهر عادة فى العينات الصغيرة . وكلما زاد حجم العينة sample كلما قل الانحراف عن القيم المتوقعة . والانجراف الوراثى يمكن اعتباره — أيضاً — كنتيجة مباشرة — لأخذ العينات الجاميطية من مستودع جينى gene pool صغير . والتكرارات الجينية فى العشائر الصغيرة تتذبذب عشوائياً fluctuate randomly من جيل إلى جيل ، ما لم تعترضها أحد العمليات التى تؤدى للتوازن .

مثال : بافتراض عشيرة صغيرة حجمها ١٠ أفراد ، كانت فى البداية خليطة التركيب الوراثى $(A_1 A_2)$ ، فإن سحب عينات الجاميطات من هذا المستودع الجينى الصغير يمكنه أن يسبب التغيرات العشوائية فى التكرارات الجينية الموضحة فى الجدول التالى :

Generation	No. of genotypes			Gene frequencies	
	$A_1 A_1$	$A_1 A_2$	$A_2 A_2$	$p = A_1$	$q = A_2$
0	0	10	0	0.50	0.50
1	4	5	1	0.65	0.35
2	7	3	0	0.85	0.15
3	7	2	1	0.80	0.20

وأحيانا قد تتحرف التكرارات الجينية بعيدا لدرجة أن يفقد أحد الأليلات من العشيرة (يصبح تكراره = صفر) وبالتالي يصبح الأليل الآخر ثابتا في العشيرة (تكراره = 1) .

مثال : بفرض وجود عشيرة صغيرة جدا مكونة من ٤ أفراد ثنائية $Diploid$ ، منهم تركيبهم $A_1 A_1$ واحد وتركيبه $A_1 A_2$. وهنا نجد ثمانية أليلات مثله بهؤلاء الأفراد الأربعة . ويكون تكرار الأليل A_2 في هذه العشيرة (q) هو $1/8$ أى 0.125 . فلو فرضنا أن التركيب الوراثي الخليط the heterozygote لا يتكاثر ، عندئذ نجد أن الأليل A_2 يصبح مفقودا في العشيرة ، أى أن (q=0) ومن ثم يثبت الأليل A_1 في العشيرة وتصبح (P = 1) .

الحجم التربوي للعشيرة : Breeding size of the population

إن الحجم التربوي $Breeding\ size$ لعشيرة ما هو عدد الأفراد التي تعطى جاميطات للجيل التالى . والحجم التربوي المؤثر N_e the effective breeding size يكون معادلا للحجم التربوي في العشيرة النموذجية . ويشترط في العشيرة النموذجية توفر الشروط التالية :

- (١) أن يكون التزاوج عشوائياً داخل كل سلالة (أو تحت مجموعة من العشيرة) يشمل ذلك الإخصاب الذاتي حيث يكون بكمية عشوائية .
- (٢) كل جيل مميز ولا يتداخل مع جيل آخر .
- (٣) عدد الأفراد المتزاوجة واحد في كل السلالات في كل الأجيال .
- (٤) عوامل التطور تكون غائبة - فلا هجرة ولا طفرة ولا انتخاب .
- والحجم التربوي الموتر (N_e) يشير إلى حجم العشيرة النموذجية والتي يكون سلوكها الوراثي هو نفس سلوك العشيرة تحت الدراسة. وهذا التعريف يسمح بعمل مقارنات بين العشائر المختلفة في الحجم وفي النسبة الجنسية . فعندما يكون عدد الذكور (N_m) غير مساوٍ لعدد الإناث (N_f)، فإن الحجم التربوي الموتر (N_e) يمكن حسابه بالتقريب كالتالي :

$$N_e = \frac{4 N_m N_f}{N_m + N_f}$$

معادلة رقم (١)

مثال : في عشيرة مكونة من ٤٠ ذكراً و ٢٨٠ أنثى - أحسب الحجم التربوي الموتر لهذه العشيرة ؟

الحل : الحجم التربوي الموتر هو :

$$N_e = \frac{4 (40) (280)}{40 + 280} = 140$$

وبناءً على ذلك عندما تكون أعداد الجنسين غير متساوية ، فإن الحجم التربوي الموتر للعشيرة يكون دائماً أصغر من حجم العشيرة ذاتها .

ملحوظة هامة : تتعرض معظم العشائر الطبيعية إلى تذبذبات كبيرة في الحجم قد تكون موسمية seasonal أو سنوية annual أو ربما لفترة أطول. ولتقدير حجم العشيرة الموتر (N_e) خلال أي عدد من الأجيال (n) حيث الجيل الأول له حجم عشيرة موثر هو N_1 إلى آخر جيل له حجم عشيرة موثر قدره (N_n) يمكن حسابه بالمعادلة التالية :

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{n} \left(\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \dots + \frac{1}{N_n} \right) \dots (٢)$$

حيث n = عدد الأجيال .

مثال : بغرض وجود ٤ أجيال لمعاثر ذات حجم تربوي موثر قدرها ١٠٠ ٨٠٠٠ و ٢٠ ٥٠٠٠ - احسب حجمها التربوي الموثر ؟

طبقا للمعادلة السابقة نجد أن :

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{4} \left(\frac{1}{100} + \frac{1}{800} + \frac{1}{20} + \frac{1}{5000} \right)$$

$$= 0.25 (0.01 + 0.00125 + 0.05 + 0.0002) = 0.25 (0.06145)$$

فيكون مقلوب القيمة السابقة هو

$$= 0.0153625$$

$$\therefore N_e = 65$$

الاستنتاج :

ما سبق يلاحظ أنّ متوسط حجم العشيرة الموثري يكون أقرب ما يكون الى أقل عدد من الأفراد وليس لأعلى عدد خلال عدد من الأجيال . ومن الواضح أن أعلى تأثير على التركيب الوراثي للعشيرة يكون في الأجيال ذات العدد الأصغر في حجم العشيرة .

حجم العشيرة الموثر والتربية الداخلية :

Inbred population

يمكن حساب حجم العشيرة الموثر تسريها لعشيرة مربية داخلية

$$N_e = \frac{N}{1 + F}$$

بالتقريب طبقا للمعادلة التالية :

حيث N = عدد أفراد السلالة line

F = معامل التربية الداخلية Coefficient of inbreeding

ومعدل التربية الداخلية (ΔF) Rate of inbreeding هو زيادة قيمة

في جيل واحد منسوبا إلى نسبة المواقع الوراثية التي مازالت في حالة خليطة يمكن التعبير

عنه بالمعادلة التالية :

$$\Delta F = \frac{1}{2} N = \frac{N_f + N_m}{8 N_m N_f}$$

حيث N_f = عدد الاناث و N_m = عدد الذكور

مثال : عشيرة مكونة من ١٠ ذكور و ٥٠ أنثى في كل جيل تتزاوج فيما بينها . احسب

معدل التربية الداخلية لكل جيل .

معدل التربية $\Delta F = \frac{50 + 10}{8(10)(50)} = \frac{60}{4000} = 0.015$ or $1\frac{1}{2}\%$ لكل جيل
الداخلية

وبفرض أن الذكور ٥ وعدد الاناث ٥ في المثال السابق - أحسب معدل التربية الداخلية في هذه الحالة .

للكل جيل $\Delta F = \frac{5 + 5}{8(5)(5)} = \frac{10}{200} = 0.05$ Or 5%

ولما كان معامل التربية الداخلية 200 يعبر عن التزايد النسبي في التراكيب الوراثية الأصلية (F) inbreeding coefficient homozygotes على حساب التراكيب الخليطة heterozygotes ، فإنه يمكن إجراء المقارنة لمعرفة التغيرات في التكرارات الجينية داخل عشيرة ما نتيجة للتربية الداخلية :

التراكيب الوراثية	التكرار الأصلي	التغير نتيجة التربية الداخلية
$A_1 A_1$	p^2	$+ pq F$
$A_1 A_2$	$2pq$	$- 2pq F$
$A_2 A_2$	q^2	$+ pq F$

الاستنتاج :

ما سبق نجد أن - أحد التأثيرات الرئيسية للانجراف الوراثي Genetic drift باعتباره كعملية تربية داخلية - هو التناقص في نسبة الخلط الوراثي heterozygosity أو التزايد في تكرار التراكيب الوراثية الأصلية على مستوى كل المواقع الوراثية at all loci سوف ينتج في سلالات مختلفة من العشيرة . وبسبب الطبيعة العشوائية للانجراف الوراثي ، فإن سلالات مختلفة سوف تميل لأن تصبح أصيلة لتواقي أليلية مختلفة ، ومن ثم فإن تحت العشائر lines or subpopulations المنعزلة سوف تصبح مميزة وراثيا بعضها عن بعض .

الاثـر المشترك للطفرة والانتخاب على التكرار الجيني :

عندما تمارس كل من الطفرة والانتخاب ضغطا في نفس الاتجاه على التكرارات الجينية في العشيرة ، فإن التغيير في التكرار الجيني سيكون أسرع من تأثير كل منهما على حده ، لكن لو أن كلا منهما عارض الآخر فإن تأثيرهما سينزل كل منهما الآخر مما يترتب عليه بقاء توازن العشيرة ثابتا ، وطبقا لدرجة السيادة نجد ٣ حالات :

(١) بالنسبة لجين متنحي كلية fully recessive بتكرار قدره (q) وسعدل طفرة له قدره (u) ومعامل انتخاب ضده قدره (s) ، نجد أن قيمة \hat{q} المتوقعة يكون طبقا للمعادلة التالية :

$$\hat{q} = \sqrt{\frac{u}{s}}$$

(٢) بالنسبة لجين غائب السيادة (أو مشترك السيادة) يكون تقدير تكرار التوازن \hat{q} equilibrium frequency كالآتي :

$$\hat{q} = \frac{u}{s}$$

(٣) وعندما يعمل الانتخاب ضد جين سائد تماما ، فإن تكرار التوازن eq.freq.

$$\hat{q} = \frac{v}{s - sq}$$

للاليل المتنحي يقدر كالآتي :

حيث v هي معدل الطفرور العكسي من المتنحي للسائد .

مثال : جين متنحي يظهر في عشيرة بمعدل طفرور قدره 10^{-5} ، فإذا كان معامل الانتخاب الذي يعمل ضده قدره (s=0.001) ، أحسب تكرار التركيب الوراثي المتنحي لهذا للجين عند حالة الاتزان .

$$\hat{q} = \sqrt{\frac{u}{s}} \quad \therefore \hat{q} = \sqrt{\frac{10^{-5}}{10^{-3}}} \quad \therefore \hat{q} = \sqrt{10^{-2}} = 0.1$$

$$\hat{q}^2 = (0.1)^2 = 0.1 \text{ or } 1\%$$

وإذا فرض أن معامل الانتخاب s كان ٠.٠١ ، أحسب تكرار

$$\hat{q} = \sqrt{\frac{10^{-5}}{10^{-1}}} = \sqrt{10^{-4}} \quad \therefore \hat{q} = 10^{-2} = 0.01$$

$$\hat{q}^2 = (0.01)(0.01) = 0.0001$$

أي ١ في كل ١٠٠٠٠ .

أسئلة وتعاريف :

- (١) بفرض أنَّ نسبة قدرها (i) من عشيرة كبيرة الحجم تشمل على مهاجرين جُدَد new immigrants في كل جيل ، وأنَّ تكرار الأليل المتحى (a) بين المهاجرين يُرمَز له بالرمز q_i وأنَّ تكرار هذا الأليل بين أفراد العشيرة الأصلية هو q_n ، والمطلوب هو :
- أ - اشتق معادلة يمكن بواسطتها التنبؤ بتكرار الأليل (a) في الجيل التالى (q_1) .
- ب - اشتق معادلة أخرى لحساب قيمة التغير في التكرار الجينى Δq ، والذي يحدث بين الأجيال نتيجة للضغط الهجـرى .

الحل :

- أ - لو فرضنا أنَّ (i) هى نسبة المهاجرين من العشيرة ، فأتنا نجد أنَّ القيمة ($1 - i$) تمثل نسبة غير المهاجرين فى العشيرة . فبعد حدوث الهجرة نجد أنَّ التكرار الجينى قد تغير من q_n إلى :
- $$q_1 = iq_i + (1 - i) q_n$$
- $$= iq_1 + q_n - iq_n$$
- $$= i(q_i - q_n) + q_n$$
- ب - إنَّ التغير في التكرار الجينى Δq الذى يحدث نتيجة لجيل واحد من الهجرة هو الفرق بين التكرارات قبل وبعد الهجرة : ومن ثم نجـد أنَّ
- $$\Delta q = q_1 - q_n$$
- $$= [i(q_i - q_n) + q_n] - q_n$$
- $$= i(q_i - q_n)$$
- ومن ثم نجد أنَّ الدرجة التى يمكن للهجرة أنْ تغيّر التكرار الجينى فى عشيرة ما تعتمد على نسبة الأفراد المهاجرين اليها (i) - وكذلك على الفرق فى التكرارات الجينية بين المهاجرين وبين الأفراد الاصليين داخل العشيرة التى تَنَت الهجرة إليها . أى
- $$i(q_i - q_n)$$

الطفور المستحث والطفور التلقائي : Induced & spontaneous mutations

منذ الاكتشاف العظيم الذي توصل إليه عالم الوراثة مولر Müller (١٩٢٧) وهو أن الطفرات يمكن استحداثها صناعيا بمعدل أكبر باستخدام أشعة أكس x-rays ، أوضحت كثير من التجارب أن الأشعاعات ليست وحدها ذات هذه الخاصية بل كذلك الأشعة فوق البنفسجية UV-light والأشعة دون الحمراء Infra-red وكذلك المعاملة الفجائية بالحرارة (الصدمات الحرارية) - وكذلك بعض المواد الكيميائية قد تؤثر بطريقة مباشرة أو غير مباشرة في معدلات الطفرات .

ولقد بين مولر (١٩٣٠) أن حوالي ١٪ من الطفرور الذي يحدث في العشائر الطبيعية يرجع إلى الاشعاع الموجود في الطبيعة. وعموماً فإن النظرية المقبولة فسي الوقت الحاضر والأكثر احتمالاً هي أن الطفرور التلقائي - تحت الظروف الطبيعية لا يحدث عادة نتيجة عوامل خارجية ، بل عن عوامل داخلية سواء كانت ترجع إلى عدم ثبات كيميائي أو فيزيائي للجين أو نتيجة لتفاعل مواد ينتجها الكائن تؤثر على الجينات غير الثابتة . وهناك أدلة على وجود جينات تؤثر على معدل طفرور جينات آخر كما هو الحال في السذرة والدروسوفلا وغيرها .

الطفرة العكسية : Back mutation

أثبتت التجارب في كلٍّ من البكتريا والدروسوفلا وغيرها من الكائنات الأخرى أن الطفرة قد تكون عكسية - ومعنى ذلك أن الطفرور لا يحدث في اتجاه معين ، فقد يحدث من $a \leftarrow A$ أو من $a \leftarrow A$ في الاتجاه العكسي - إلا أن معدل الطفرور في الاتجاهين مختلف عادة . فحدوث الطفرة من السائد إلى المتنحي يكون عادة أكبر من المتنحي إلى السائد .

وتتوقف الخواص الوراثية للمشيورة على معدل الطفرور في كلا الاتجاهين - وقد سبق مناقشة ذلك .

إلا أنه بصورة عامة فإن الطفرات ذات تأثيرات ضارة ومعظمها يقلل من موافاة أفراد

المشيرة •

تعيين الطفرات : Detection of Mutations

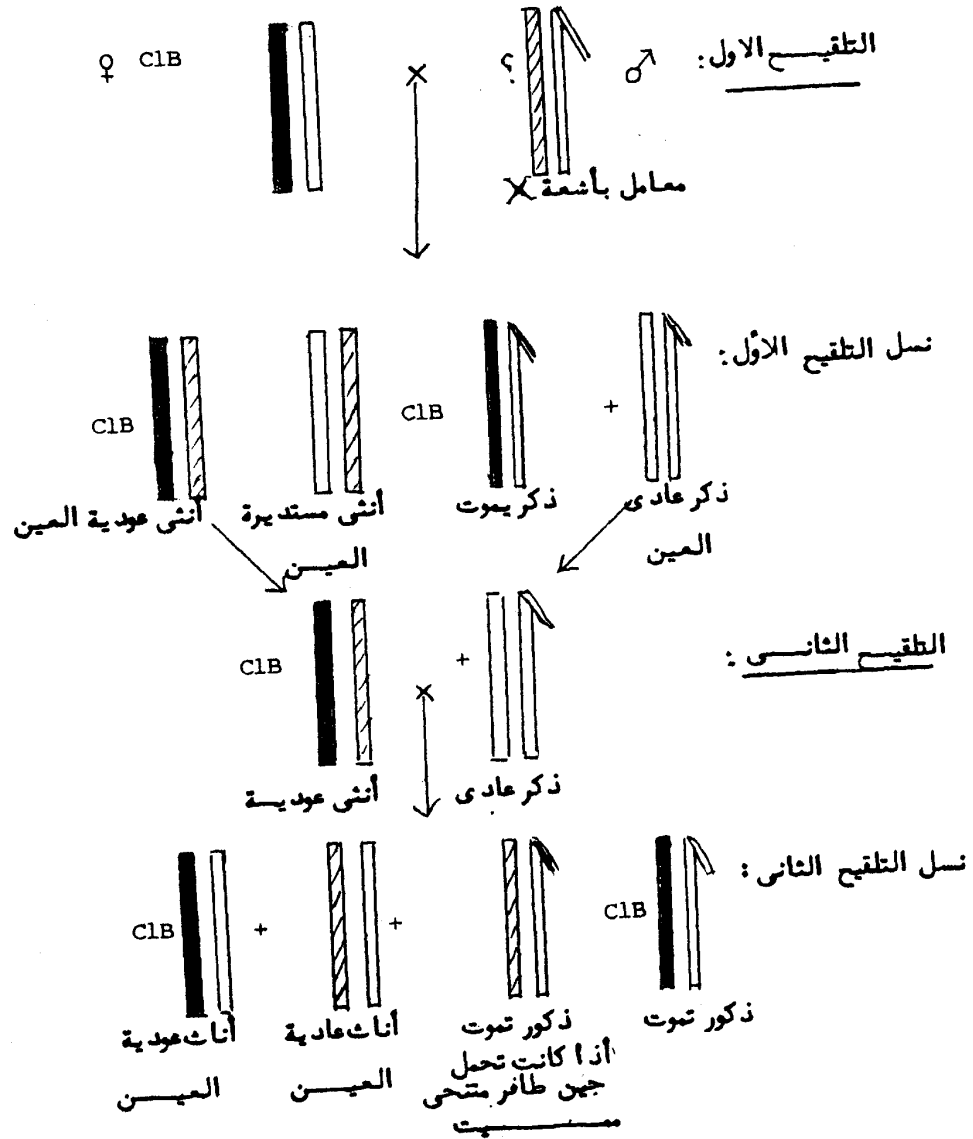
توصل العالم الوراثة مولر لطرق عدة لتعيين مُعدّل حدوث الطفرات وقياسها في حشرة الدروسوفلا •

١ - تعيين الطفرات المستحدثة المرتبطة بالجنس :

سنكتفى بشرح الطريقة التقليدية المعروفة باسم طريقة ClB. كان أول دليل واضح ناجح عن استحداث الطفرات صناعيا هو الذي ذكره مولر عام ١٩٢٧ ، فقد أوضح أنه يمكن استحداث الطفرات بواسطة تمرير الحشرات لأشعة أكس ، وكذلك تعيينها بواسطة طريقة دقيقة وسهلة إذا كانت هذه الطفرات مرتبطة بالجنس في حشرة الدروسوفلا • وقد أطلق على هذا التكنيك طريقة ClB وذلك لوجود ثلاثة عوامل أساسية :

تمثل انقلابا كروموسوميا Chromosomal inversion كبيرا يشمل جزء كبيرا من كروموسوم الجنس X - وهو يعمل كمانع للمعبور الوراثة Crossover Suppressor. لذلك تنتقل الوحدات الجينية الموجودة على هذا الكروموسوم كوحدة واحدة من جيل آخر •

١ تمثل جينا ميثا متحيا على كروموسوم الجنس الحامل للانقلاب •
B تمثل العين المودية Bar eye وهي طفرة سائدة محمولة أيضا في كروموسوم الجنس الحامل للانقلاب - وتعمل كجين واسم Marker gene. وتتلخص هذه الطريقة في استحداث إناث من السلالة ClB خليطة لكروموسوم الجنس • فيكون في هذه الحشرة احد كروموسوم الجنس هو الكروموسوم الموسوم ClB وبذلك يمكن تمييز هذه الاناث مظهرها حيث تكون عودية العين • وجميع الذكور الحاملة للكروموسوم ClB تموت حيث أنّ العامل المميت ¹ لا يقابله عامل آخر على كروموسوم Y في الذكر • فإذا حدث تلقيح بين ذكور عادية وإناث ClB فإنّ النسبة الجنسية للنسل الناتج تكون ١ ذكور : ٢ إناث - حيث أنّ نصف الذكور تموت لاحتوائها على



شكل (١-٣): مخطط يوضح طريقة ClB لتحديد الطفرات المرتبطة بالجنس في الدورسوفلا ميلانوجاستر.

الكروموسوم بينما النصف الآخر (الذي يعيش) يكون مستدير العين. وتتخلص خطوات الاختبار في النقاط التالية :

أ - تلقيح ذكور سبق تعريضها لأشعة أكس لإناث CIB فيكون النسل الناتج مكونا من ٢ أناث : ١ ذكور عادية ، حيث أن نصف الذكور يموت . وتكون الاناث من نوعين : نوع CIB ونوع عادي .

ب - تلقيح الذكور العادية مع الاناث CIB الناتجة في النسل السابق. والذكور في هذا التلقيح أخذت كروموسوم x العادي من الاناث CIB الأبوية . أما الاناث CIB في هذا التلقيح فأنها أخذت كروموسوم $CIB \times$ من أمها تها وكروموسوم x الآخر من الأب الذي سبق تعرضه لأشعة أكس .

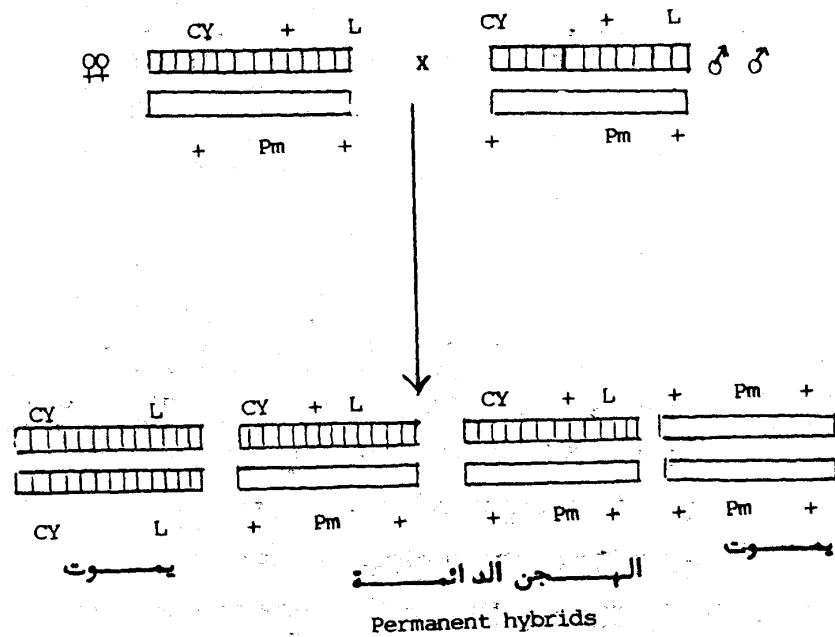
ج - في النسل الناتج من التلقيح المبين في النقطة (ب) يموت نصف الذكور وهي الحاملة للكروموسوم والنصف الآخر إما أن تموت أيضا إذا كان يحمل طفرة ميتة مستحدثة نتيجة لتعرض جد الذكور لأشعة أكس ، أو يحمل طفرة شبه ميتة فتكون نسبته للاناث أقل من ١ : ٢. أو أنه يحمل طفرة جديدة مرتبطة بالجنس يمكن تمييزها مظهريا كلون العين مثلا. أما الاناث فتكون من نوعين : نصفها عادي العين والنصف الآخر عادي العين . وتكرر التلقيحات للذكور المعرضة للاشعاع - وبذلك يمكن حصر عدد الطفرات المستحدثة . ويمكن تلخيص التكنيك السابق في الرسم الموضح في الصفحة التالية والموضح في الشكل (٣ - ١) .

٢ - تعيين الطفرات المستحدثة الموجودة في الكروموسومات الجسمية في الدروسوفلا :

تعيين الطفرات المحمولة في كروموسومات جسمية عملية شاقة بعض الشيء ، حيث أنها تتطلب إجراء عدة تلقيحات أكثر مما في حالة الارتباط بالجنس . وتستعمل أنظمة الجينات الميعة المتوازنة $Balanced\ lethal\ systems$ في تقدير معدلات الطفرات في مثل هذه الحالة . وتتخلص الطريقة في الآتي :

يوجد في الدروسوفلا سلالة متوازنة تعرف باسم CYL/Pm وهذه السلالة توجد دائما بحالة خليطة لهذا التركيب الجيني يطلق على ذلك اصطلاح الهجن الدائمة $permaent\ hybrids$ ولا يمكن الحصول على الاطلاق على الأفراد الأصلية من طريق التربية الداخلية

Inbreeding لهذه الهجن ، أى أنه لا يمكن الحصول على التركيبين الأصليين
حيث أنهما ممتتان للذباب الحامل لهما - كما يتضح ذلك من الرسم
الموضح فى الشكل (٢ - ٣) :



شكل (٢ - ٣) نظام الجينات الممتة المتوازنة - كل كروموسوم يحمل جينا سائدا
وانقلابا يمنع حدوث العبور ، ومع أن نصف النسل يموت (التركيب الأصيلة) إلا أن
السلالة صالحة للتوالد ، لأن جميع النسل الناتج يشبه الأبوين .

فالجين الطافر "أجمد الجناح" Curly wing (CY) وفمض العين (L)
Lobe eye (كلا الطفرتين سائدتين - عوامل ممتة ذات أثر مرثى سائد وميت متحى)
محمولان فى أحد كروموسومى الزوج الثانى فى الدروسوفلا ، بينما يوجد الجين الطافر
برقوقى العين Plum eyes (Pm) (جين ذو أثر مرثى سائد وميت متحى) على

الكروموسوم النظهر . وكلا الكروموسومين يحمل بجانب ذلك انقلابا لكبت العبور . ومثل هذه السلالات المتوازنة مفيدة جدا في التجارب الوراثية . وقد تحدث تلقائيا في الطبيعة كما في الدروسوفلا ونبات الأثوسيرا *Oenothera* ، أو صناعيا كما في الفعيسر . وحيث أن الطفرات الميتة وشبه الميتة المتحبة والموجودة في الكروموسومات الجسمية توجد دائما في حالة خليطة ، سواء أكانت هذه الطفرات تلقائية أو مستحدثة . لذلك فإن طريقة تمييزها يتطلب الحصول عليها في صورة أصيلة . واستخدام السلالات الميتة المتوازنة يسهل هذا التمييز .

فإذا أردنا تعيين معدل حدوث طفرة متحبة في سلالة من الدروسوفلا ميلانوجاستر فإننا نتبع الخطوات التالية : (أنظر الشكل ٣-٣) :

(١) يؤخذ ذكر من السلالة المراد اختبار الطفرات فيها ليلقح أنثى من

السلالة الاختبارية $CY L/Pm$

(٢) تؤخذ ذكور من نسل التلقيح الأول وتلقح أنثى من السلالة الاختبارية لينتج نسل التلقيح الثاني . وفي هذا التلقيح يلاحظ أخذ ذكر واحد ووضع مع عدد من الإناث من السلالة الاختبارية في البهينة المفردة .

(٣) يتكون نسل التلقيح الثاني من أربع مجموعات هي :

$CY L/CYL$ وهذه تموت والباقية تعيش ويمكن تمييزها مظهرها، إحداهما بوقعية العين والثانية ذات جناحين أجعدين ومفصصة العين ولون العينين بوقية والثالثة ذات جناحين أجعدين وعينين مفصصتين حمراء اللون .

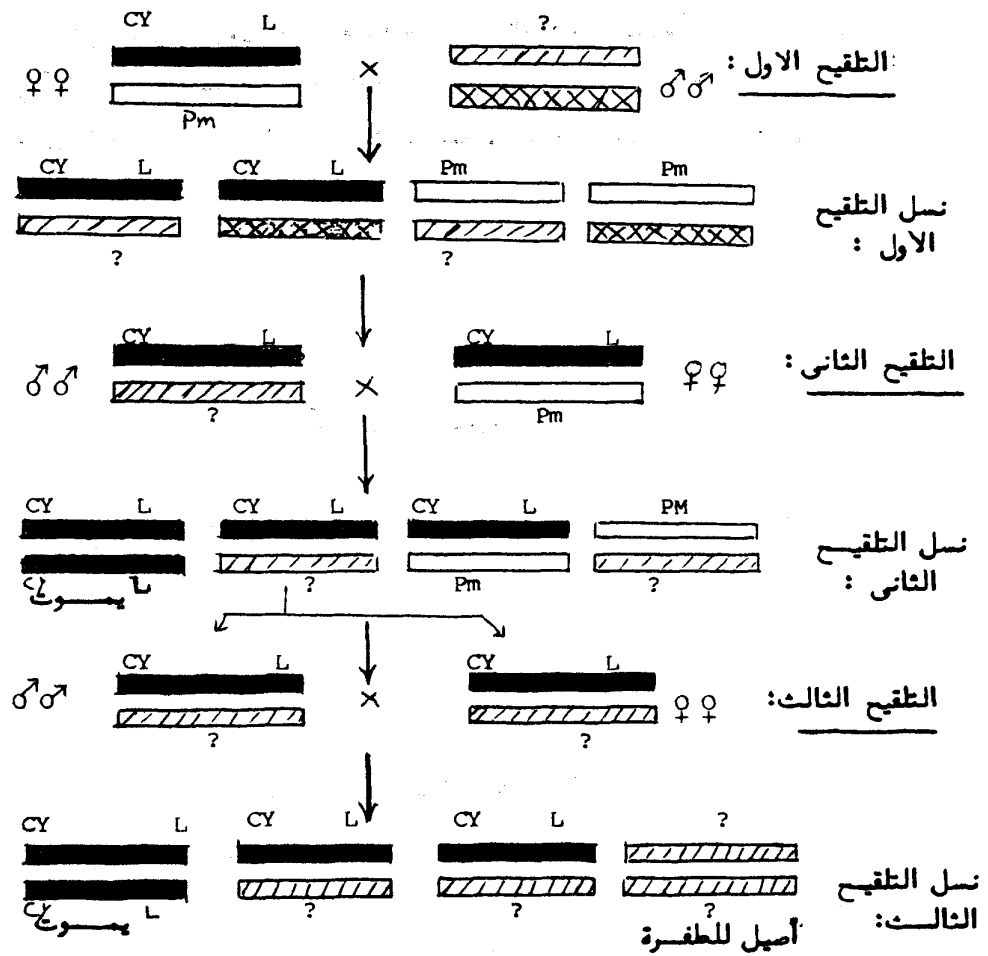
(٤) تؤخذ الإناث الأخيرة (مجمدة الأجنحة - مفصصة العين - حمراء العين

($CY L?$) وتلقح مع ذكور من زجاجة للفرقة ولها نفس الشكل النظهرى ($CYL?$) لتمطي نسل التلقيح الثالث (أنظر الشكل ٣-٤) .

(٥) يلاحظ في هذا الجيل أن النسل يتكون من :

أ - ربع النسل يموت لكونه أصيل التركيب $CY L/CY L$

ب - من بين النسل الذي يعيش نجد أن $\frac{2}{3}$ العدد سيحمل الكروموسوم $CY L$ الثاني المراد اختباره ولوجود الطفرات عليه ، بينما الثلث الباقي من الأفراد التي عاشت سيكون أصيلا لهذا الكروموسوم الثاني المختبر لوجود طفرات عليه . فإذا كان هذا



شكل (٣ - ٣) : تعيين طفرة متحية ذات تأثير مظهرى محمولة في الكروموسوم الثاني في الدروسوفلا ميلانوجاسترون باستخدام السلالة الاختبارية المتوازنة .

الكروموسوم يحمل طائفة ممتدة فإن الأفراد الأصيلة له ستوت ، بينما اذا كانت الطفرة شبه ممتدة فإن حيوة الأفراد الأصيلة ستخفض وذلك تكون نسبة هذه الأفراد إلى المجمع الكلى الذى يعيش أقل من ٣٣,٣ ٪ . وإذا كانت قد حدثت طفرة جسيمة فإن ال ٣٣,٣٪ من الأفراد الكلية التى عاشت سيظهر عليها هذه الطفرة .

أسئلة وتمارين على التكرار الجينى

(١) ما هو تركيب أفراد الجيل التالى الناتج عن التزاوج العشوائى من العشيرة الاتية :

AA	Aa	aa
٠,١٦	٠,٤٨	٠,٣٦

(٢) أوجد نسبة التراكيب الوراثية الثلاثة فى الجيل التالى فى العشائر الآتية عند تزاوج أفراد كل عشيرة عشوائيا :

AA	Aa	aa
٠,٢٥	٠,١٠	٠,٦٥
٠,٣٠	صفر	٠,٧٠
صفر	٠,٦٠	٠,٤٠

(٣) أثبت أن العشائر التالية فى حالة اتزان :

AA	Aa	aa
٠.٥٠	صفر	٠.٥٠
٠.٣٦	٠.١٥	٠.٤٩
صفر	صفر	١.٠٠
٠.٠٩	٠.١٠	٠.٨١

(٤) أوجد التكرار الجيني والأعداد المتوقعة لمجاميع الدم الآتية مع مقارنة هذه الأعداد مع الأعداد المشاهدة :

الآباء	المائلات	عدد	الاطفال	مجموع الاطفال
			M MN N	
MxM	٢٠٥	—	٥٩٤	٩٥٤
MxN	٢٢٦	—	—	٦٩٨
NxN	١٠٤	٣٢٣	—	٣٢٣
MNxM	٥٨٨	—	٥٨٨	١٨٤٨
MNxN	٤٢٦	٦٨٢	٦٨٨	١٣٧٠
MNxMN	٦١٦	٣٦١	١٠٩٤	١٨٧٢
	٢١٦٥	١٣٦٦	٣٤٦٨	١٨٧١
				٦٧٠٥

(٥) بفرض أن عشيرة أولية تحتوى على التراكيب الوراثية الآتية :

المجموع	aa	a'a	a'a'	Aa	Aa'	AA
١.٠٠	٠.٣١	٠.٢٨	٠.٠٦	٠.١٠	٠.٢٠	٠.٠٥

فما هو تركيب هذه العشيرة في الجيل التالى تحت ظروف التزاوج العشوائى —
هل هذه العشيرة في حالة اتزان ؟

(٦) اذا فرض أن تكرار جين اللون الكامل A في الارانب هو ٠.٥ و أن

تكرار جين الهيكلايا a^+ هو ٠.١٥ وأن تكرار جين الألبينو a هو ٠.٨٥ -
فما هي نسب التركيب الوراثي واللون الناتج من ذلك في عشيرة متزاوجة عشوائياً .

(٧) في عشيرة من بنى الانسان وجدت مجاميع الدم الآتية :

المجموع	AB	B	A	O
٤٢٢	٦	٣٥	١٧٩	٢٠٢

أوجد قيمة كل من : r , q , p

(٨) أوجد قيمة كل من : r , q , p في العشيرة الآتية:

المجموع	AB	B	A	O
٢٠٤٦	١٢٥	٤٧٦	٧٥٦	٦٩١

(٩) إذا فُرض أن العشيرة الأصلية تتكون كالاتى :

ذكور أنثى

AA	Aa	aa	A	a
٠.١٠	٠.٢٠	٠.٧٠	٠.٢٠	٠.٨٠

فما هو الناتج عن هذه العشيرة تحت التزاوج العشوائى .

الباب الرابع

تعدد المظاهر الوراثي والنشوء والتطور الجزيئي

Genetic Polymorphism, Speciation and Molecular Evolution

مقدمة:

تناولنا في الباب السابق القوى التطورية التي تؤدي إلى تغيير البنية الوراثي للعشائر النموذجية (المندلية) . وفي هذا الباب سوف نتناول العشائر الطبيعية من وجهة نظر تعدد مظاهرها الوراثية وكيفية استمرار هذه الظاهرة ، وما يترتب عليها من نشأة الأنواع وعلاقة ذلك بالتطور على المستوى الجزيئي .

تعدد المظاهر الوراثي Genetic Polymorphism :

كما ذكرنا في الباب الاول ، بين كل من ليفونتين وهابي عام (١٩٦٦) وجود كثرة من تعدد مظاهر البروتين في عشائر الدروسوفلا سيد و D.pseudoobscura الطبيعية . وتشير هذه الظاهرة المنتشرة في كل عشائر الكائنات الحية الطبيعية ، كما ثبت ذلك أخيرا ، إلى وجود كم هائل من التباين الوراثي خلف تعدد المظاهر . ولتقدير هذا التباين ، يقوم علماء وراثية العشائر بتحليل أعداد كبيرة من الأفراد في عشيرة ما للبحث عن أليلات لعدد وفير من المواقع الجينية . ويتم ذلك باستخدام التفريد الكهربائي electrophoresis للبروتين لتحديد المتغيرات Variants المتماثلة كهربيا لنواتج البروتين التي يسيطر عليها كل موقع جيني . يستدل من هذه المتغيرات على وجود الأليلات المختلفة للجين . ومن قوانين الاتزان الوراثي يتم حساب نسبة الخلط الوراثي في العشيرة . وتبين النتائج المتحصل عليها وجود نسبة خلط تتراوح ما بين ٢٠ - ٥٠ % في مواقع الجينات المختلفة للفرد الواحد في العشيرة النموذجية .

Richmond

وريشموند

(Pawel)

وكشال لذلك ، قام كل من باول

باجراء دراسة على الموقع الجينى To في الدروسوفلا بوليستورم *D. paulistorum* وهو جين مرتبط بالجنس وصُفّر لانزيم يسمى تترازوليم أوكسيديز (tetrazolium oxidase) عن طريق تحديد المتغيرات الكهربائية لهذا البروتين . ولقد اتضح لهما أن العشرات البيرة من هذه الحشرة والمنتشرة في مناطق جبال الأنديز البرازيلية تحمل أليلات للمتغيرات الالكتروغورية السريعة (F) والبطيئة (S) وأن هذين الأليلين لهما تحت ضغط انتخابي ملحوظ . وتحليل عدد كبير من الأفراد استنتجنا أن أحده كروموسومى X يحمل أليلات $a_1 b_2 c_1 Pd_2$ ، والآخر يحمل $a_2 b_2 c_1 Pd_1$. وأن حوالي ٨٠% من الذباب برى الطراز كان خليطاً للأليلات F/S . وهنا يبرز سؤال : ما هى الاسباب المسؤولة عن بقاء هذه النسب العالية من الخلط الوراثى ؟ . وتبين الدراسات المتعمقة أن هناك ثلاثة أسباب أساسية قد ينشأ من خلالها ويستديم تعدد المظاهر الوراثى فى العشرات الطبيعية ، حيث تتكون نماذج وراثية متباينة :

أ - تعدد المظاهر الموقت .

ب - تعدد المظاهر المتوازن .

ج - الثبات العشوائى للطفرات المحايدة .

وتختلف هذه الاسباب فى مدى مساهمتها النسبية فى الأحداث التطورية .

أولاً : تعدد المظاهر الوراثى الموقت : Transient Polymorphism

يمثل هذا النوع من تعدد المظاهر ناتجاً جانبياً للانتخاب الطبيعى الموجّه . فإذا فرضنا أن أليلاً مثل a_1 ذو ميزة انتخابية على قرينه الأليل a_2 ، فبمرور الزمن وتماقب الأجيال لابد أن تكرر a_1 يتزايد فى العشيرة متجهاً ناحية الثبات عندما تصل قيمة تكراره ، ولتكن P ، إلى واحد صحيح ، وعلى النقيض نجد أن تكرار الأليل a_2 يتناقص بنفس المعدل فى اتجاه الانقراض إلى أن يصل تكراره وليكن q إلى صفر . وخلال الزمن الذى يحدث فيه ذلك نجد أن a_1 و a_2 متواجدان فى المستودع الجينى للعشيرة وكذلك الأفراد ذوى التركيب الوراثى الخليط (a_1/a_2) موجودون فى العشيرة ذاتها .

ويعتبر تعدد المظاهر الوقت حالة عابرة ، فإذا كان الانتخاب يعمل بسرعة ، فلا بد أن تكون الحالة المؤقتة واضحة المعالم . ولتوضيح ذلك نسوق المثال التالي من الانتخاب الموجة *directional selection* . تعتبر حالة الاسوداد الصناعي *industrial melanism* من أكثر الأمثلة اقتباسا في العشرات الطبيعية . لوحظ في إنجلترا أن معظم أنواع الفراش ، وخاصة النوع المسمى بالفراش الفلقل (*Biston betularia*) يتجمع على جذوع الأشجار عندما لا يكون في حالة طيران . وقبل عصر التقدم الصناعي لاحظ الباحثون في إنجلترا أن جذوع كثير من الأشجار في الريف الإنجليزي وفي الحضره تنغط بأشنيات ذات لون رمادي فاتح ، كما لاحظوا أن لون الفراشات الفلقلية في الطبيعة مماثل لهذه الأشنيات . وعندما انتشرت الصناعة خلال القرن التاسع عشر لوحظ موت الأشنيات نتيجة سقوط السناج (soot) الناتج من المصانع على جذوع الأشجار ، مما تترتب عليه اسوداد هذه الجذوع . وفي منتصف القرن التاسع عشر ظهر نوع جديد من هذا الفراش ذو لون داكن . لكن بمرور الزمن أصبح هذا الطراز السود من الفراش أكثر انتشارا . وفي وقتنا الحاضر ينتشر هذا الفراش بكثرة في المناطق الصناعية من إنجلترا مثل برمنجهام وما نشيستر .

وتحليل الحالة من وجهة نظر وراثية العشرات ، أُسْتَنْجَح أن بعض العوامل الانتخابية تعمل ضد الفراش الفاتح في المناطق الصناعية ضد الفراش الأسود في المناطق الريفية . ولقد أوضح العالم كيتويل H. Kettlewell طبيعة هذه العوامل فقد لاحظ أن أنواعا مختلفة من الطيور تغترس فراشة البستون كغذاء لها . فقام بإجراء تجربة أطلق فيها أعدادا معروفة من الفراشات الداكنة في غابات المناطق الريفية وفراشات باهتة في غابات المناطق الصناعية ، ثم لاحظ احتمالاتها لأن تصبح فريسة بالمقارنة بنوع الفراش الفلقل الموطن . وبينت النتائج بنتهى التوضيح أن الأشجار المحلطة بالسناج توفر تغطية جيدة للفراشة السوداء بالمقارنة بالفراشة الباهتة ما يوفر فرصة للبقاء للطراز الأسود أكثر من الطراز الباهت . وكان المكس صحيحا بالنسبة للأشجار المغطاة بالأشنيات .

ما سبق ظهر أن العوامل الانتخابية هي الطيور والسناج الصناعي . ولقد أعطى هذا التداخل نتائج مثيرة خلال فترة زمنية قصيرة نسبيا . ورجع السبب

إلى قوة عوامل الانتخاب في المقام الأول ، وجزئيا لسبب وراثي : تتكون الفراشة الداكنة نتيجة لوجود الأليل السائد B وهو غير موجود في الطاقم الجيني للفراشة الباهتة b/b . وحيث أن الأفراد الأضيلة B/B والخلطة B/b يتوافر لها الحماية في المناطق الصناعية ، فإن الأليل B يكون قادرا على الانتشار أسرع كثيرا جدا عن الأليل المتحى b تحت نفس الضغوط الانتخابية .

والطرار الميلاني من فراشة البستون ، الموجود في الوقت الحالي ، أكثر دكارة في اللون بالمقارنة بالطرار الذي جُمع منذ حوالي ١٥٠ عاما ، مما يشير لوجود أليلات آخر منتجة للصبغة بالإضافة للأليل B تدخل حاليا في عملية الاستيعاب بواسطة الانتخاب الطبيعي . وفي النهاية نستطيع أن نقرر حقيقة وهي أن الانتخاب كان موجها باحتمال أكبر لموقع جيني واحد .

ثانيا : تعدد المظاهر المتوازن : Balanced Polymorphism

يمثل تعدد المظاهر المتوازن نوعا من التوازن الدائم نسبيا في العشيرة الطبيعية وفي هذه الحالة نجد مثلا الأليلين a_1 و a_2 موجودين في العشيرة بتكرارات ثابتة نسبيا . ويتعارض تعدد المظاهر المتوازن بوضوح مع الحالة تعدد المظاهر الموقوت الذي تدفع فيه أليلات الجينات ناحية الثبات أو الاستبعاد .

وتعدد المظاهر المتوازن هو الحالة المتوقعة للعشيرة السندلية التي لا تتغير فيها التكرارات الأليلية عند الوصول إلى حالة الاتزان . وحيث أن غالبية العشائر الطبيعية تغطي دليلا غير كاف على هذه النموذجية ، فيعتقد أن ميكانيكيات أخرى المسئولة عن الاحتفاظ بحالة الخلط الوراثي عند مستوى توازن معين .

ويقترح علماء وراثة العشائر والتطور وجود نوعين من الميكانيكيات مسئولين عن تعدد المظاهر المتوازن :

(١) النوع الأول : قد تتعرض عشيرة ما لعدد مختلف من عوامل التطور التي تُزيل تأثيراتها بعضها البعض . فعلى سبيل المثال يمكن للضغط الطفرى أو الهجرى أن يدخل أليلا ما مثل a_1 باستمرار في عشيرة ما ، بينما قد يستبعد الانتخاب الموجه

باستمرار لصلحة الأليل a_1 . وطالما بقيت الضغوط التطورية ثابتة وقسوى مُعدّل دخول الأليل a_1 أعلى نسبياً عن معدل استبعاده (أو العكس) فلمسوف تثبت حالة الخلط الوراثي في الموقع الجيني a . وتعرض عشيرة طبيعية ما لقسوى متعارضة يمكن تجاهله وتعتبر العشيرة في هذه الحالة وكأنها في حالة اتزان وراثي . (٢) النوع الثاني : والميكانيكية الثانية هي أنّ الانتخاب بمفرده يعمل على تكهن توازن من الأليلات . وهذا النوع من الانتخاب من الواضح أنه مختلف عن الانتخاب الموجّه والذي يقود العشيرة إلى الثبات أو الاستبعاد للأليلات . ويطلق على هذا النوع اسم الانتخاب الموازن ، ودرس منه نـوهان :

١ - الانتخاب المخلخل أو للنوع : Disruptive or diversifying selection

ويظهر هذا النوع من الانتخاب عندما تستوطن عشيرة ما بيئة غير متجانسة . ولايضاح ذلك ، دعنا نتخيّل عشيرة كهذه . عز ذات طراز مظهرى أثبت أنسه ناجح في بيئة معينة ، وطراز مظهرى آخر يكون أكثر نجاحاً في بيئة أخرى . فإذا فرضنا أنّ الأول يعتمد على تركيب وراثي a/a_1 والثاني على تركيب وراثي a_2/a_2 ، وتصبح العشيرة ككل بصورة أفضل عندما تقطن كلا من البيئتين ، إذن فلا بد أن a_1 و a_2 يحتفظ بهما في حالة متوازنة تقريباً .

ويعتبر العالم باول (Paul) من أوائل من بينوا بالتجربة أنّ التباين البيئي يمكنه أن يَنقِط التنوّع الوراثي . قام باول بجمع ذباب من عشيرة طبيعية من الدروسوفلا ولستونياى *D. Willistonii* وقسمه إلى ٤ مجموعات في أقفاص عشائر واحتفظ بها تحت ظروف أربعة أنظمة بيئية مختلفة :

- البيئة الأولى ثابتة بقدر الامكان .
 - البيئة الثانية نوع فيها الإمداد الغذائي أشناه فترة التجربة .
 - البيئة الثالثة نوع فيها الإمداد الغذائي وبيئة النمو .
 - البيئة الرابعة نوع فيها الإمداد الغذائي وبيئة النمو ودرجة الحرارة .
- وبعد ١٥ جيلا (حوالي ٤٥ أسبوعاً) ظهر الاتّس : أظهر ذباب البيئة الثابتة حوالي ٨% من الخلط الوراثي للفرد الواحد ، بينما أظهر ذباب البيئة ثلاثية التميّز حوالي ١٣% خلطاً . فإذا افترضنا أنّ البيئة الطبيعية أكثر تعقيداً من

البيئات الصناعية التي سبق ذكرها ، فإن نتائج هذه التجارب تدعّم بصورة واضحة أن نسبة كبيرة من الـ ١٨% خلط في هذا الكائن تتأثر بالانتخاب النوع .

ب - أفضلية التركيب الجيني الخليط : Heterozygote advantage

يحدث النوع الثاني من الانتخاب الموازن عند ما يظهر فرد خليط وراثيا لموقع جيني (A/a مثلا) درجة أكبر من المواءمة Fitness لغزوف بيئية عن أي من التركيبين الوراثيين الأصليين (A/A و a/a) وهذه المواءمة العالية هي التي تحفز الاحتفاظ بحالة الخلط في المشيرة . وتعتمد ظاهرة "أفضلية الخليط" على التواجد المتزامن لقوتين متضادتين من قوى الانتخاب ، إحداهما تعمل ضد مواءمة التركيب a/a والآخرى ضد A/A بالنسبة للتركيب A/a . ولتفهم هذه الظاهرة المنتشرة في العديد من عشائر الكائنات الحية وبضمنها الانسان ، نسوق بعض الأمثلة .

المثال الأول : أفضلية الخليط لمرض أنيميا خلايا الدم المنجلية في الانسان :

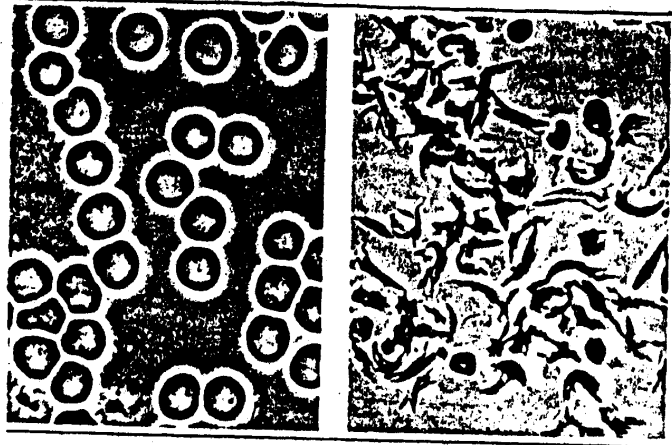
يعتبر هذا المثال من أشهر الأمثلة المعروفة عن أفضلية الخليط في العشائر الآدمية . فمن المعروف أن سلسلة بيتا β للهيموجلوبين الآدمي تقع تحت السيطرة الوراثية لأليل الخلايا المنجلية Hb^S وتختلف هذه السلسلة الببتيدية عن السلسلة العادية في حمض أميني واحد في الموقع رقم ٦ من تتابع الأحماض الأمينية كما يقتضح من التتابع التالي لكلا السلسلتين العادية والطافرة :

الطرفن - قال - هس - ليو - ثر - برو - جلو - جلو - ليس ... (عادية)

الطرفن - قال - هس - ليو - ثر - برو - قال - جلو - ليس ... (طافرة)

وعندما تشتمل سلسلة بيتا الطافرة في جزيء الهيموجلوبين B_2 ، فإن

البروتين المتكون والمعروف بهيموجلوبين S يمكن أقل قابلية للذوبان عن الهيموجلوبين العادي والمسمى A عند انخفاض تركيزات الأكسجين في الخلايا . وهذا يرجع إلى وجود الحمض الأميني فالين المتبادل فيها بدلا من حمض الجلوتاميك المشحون كهربيا . وترتب على ذلك أن تأخذ خلايا الدم الحمر شكلا منجليا بدلا من الشكل القرصي العادي عند تركيزات الأوكسجين المنخفضة (أنظر الشكل ٤ - ١) .



شكل (١-٩) : صورة لخلايا الدم الحمر العادية (شمال) وأخرى لخلايا

الدم المنجلية (يمين) .

ويتخلق في الأفراد الأصليين للآليل المتحى (Hb^S_P / Hb^S_P) الهيموجلوبين S (والهيموجلوبين F الجينى) . وهذا التركيب الوراثى المتحى نادرا ما يصل حاله إلى مرحلة البلوغ تحت الظروف المعيشية البدائية (بالرغم من أنهم يعيشون في المجتمع الحديث) . ويطلق على هؤلاء الأفراد مَرَضَى أنيميا الخلايا المنجلية . أما الأفراد الخليطون (Hb^A_P / Hb^S_P) فلا تظهر عليهم الأعراض بدرجة واضحة ، بالرغم من احتواء خلاياهم الحمر على نسب متساوية من نوعى الهيموجلوبين S و A ، ويقال عن هؤلاء الأفراد بأنهم حاملون لصفة الخلايا المنجلية . ولأنّ المواءمة النسبية للتركيب الوراثى الأصيل (Hb^S_P / Hb^S_P) تكاد تقرب من الصفر $(s \approx 1)$ ، فإنّ قواعد الانتخاب الموجه قد تتبأ بأن تكرر الآليل Hb^S_P في عشيرة ما لا بد وأن يكون صفرا أو قريبا من الصفر . وقد ثبت هذا التوقع في العديد من العشائر الآدمية التى يغيب فيها الآليل كلية . وفي بعض العشائر الآدمية الأفريقية والآسيوية يقدر تكرار الآليل Hb^S_P ما بين (٠.١ إلى ٠.٢) . وبينت التقديرات أن حوالى ١٠% من الزنوج الأمريكيين (من أصل أفريقى) ، خليطون لهذا الجين . وبناء على ذلك فلا بد أن هناك عاملا ما يمنع انقراض هذا الآليل في بعض العشائر .

ولقد بينت الدراسات التى أجريت على المشائر الآدمية التى تحطن المناطق

الاستوائية في القارة الأفريقية أن طفيل الملاريا ، والذي يأخذ الشكل المنجلي .
ينتشر في هذه المناطق ويقتل سنويا ما بين ١٥ إلى ٢٠ طفلا من كل ألف . كما أن
تأثيره على هذه العنصر ما زال كبيرا . كما لوحظ أن كثيرا من هؤلاء الأشخاص الذين
يستوطنون هذه المناطق ويموتون بمسببات أخرى ، يضعفون من الملاريا لدرجة أن
قابليتهم للإصابة بكل الأمراض الأخرى تزايد بدرجة كبيرة . وعند مقارنة التوزيع الجغرافي
لجين الخلايا المنجلية في كل من آسيا وأفريقيا مع توزيع انتشار طفيل الملاريا عالى
التوطن ، وجد أن هناك تلازما عاليا وملفتا للنظر ، مما حدا بالباحثين إلى اقتراح
أن طفيل الملاريا يخدم في عمل توازن للتأثيرات الضارة لجين أنيميا الخلايا المنجلية ،
لدرجة أنها تحتفظ بالجين (الأليل) Hb^S . فكيف يحدث هذا التوازن ؟
والاجابة هي أن الأفراد الخليطين وراثيا لجين الخلايا المنجلية (Hb^S/Hb^B)
لديهم درجة عالية من المقاومة للملاريا بالمقارنة مع الأفراد الأصليين للأليل العادي Hb^B/Hb^B .
(المقاومة النسبية للأفراد Hb^S/Hb^B تعتبر صفرا لموتهم في مرحلة الطفولة المبكرة) .

ولقد أمكن تفسير "مقاومة الخليط" على أساس نمو الطفيل ذي الشكل المنجلي
داخل خلايا الدم الحمر للإنسان . ولقد أوضحت الصور الميكروسكوبية لخلايا الدم
الحمر للأفراد الخليطة أنها تأخذ الشكل المنجلي عندما تدخل الأوعية الدموية
الشعرية ، والتي يكون فيها تركيز الأكسجين منخفضا بوجه خاص . وبدون أن عملية
المنجلة sickling هذه تعطل نمو طور ما في دورة حياة الطفيل فتقطع دورة
الإصابة . وحيث أن خلايا الدم الحمر العادية لا يمكنها أن تأخذ الشكل المنجلي ،
فإن الأفراد العاديين Hb^B/Hb^B لا يمكنهم التمتع بهذه الحماية من العدوى بطفيل ممرض
الملاريا ، ويكون لديهم قابلية تامة للإصابة .

قياس عدد المظاهر المتوازن بواسطة أفضلية الخليط :

لو افترضنا أن عشرة طبيعية بها تكرارات التراكيب الوراثية A/A و A/a
و a/a هي p^2 , $2pq$, q^2 على التوالي قبل أن يحدث الانتخاب ، وأن
القيم p و q تمثلان معاملات الانتخاب ضد التركيبين (الأصليين لذلك نجد أن :

$$A / A \text{ موافقة الأفراد} = 1 - s$$

$$a / a \text{ موافقة الأفراد} = 1 - t$$

وتكون موافقة الأفراد الخليطين = ١ ، ومن ثم ، فمعق الانتخاب نجد أن نسبة

$$A / A = p^2 (1-s) \text{ هي : الأفراد } A / A$$

$$A / a = 2 pq \text{ تظل } A / a \text{ نسبة الأفراد } 2 pq \text{ ، أى}$$

$$a / a = q^2 (1-t) \text{ هي : تصبح نسبة الأفراد } a / a$$

$$\text{ومن ثم تصبح المعادلة الكلية مساوية لـ } [p^2 (1-s) + 2 pq + q^2 (1-t)] = 1$$

$$\boxed{1 - p^2 s - q^2 t} \text{ أى تساوى :}$$

فى هذه الحالة وعندما تكون s لا تساوى واحدا ، فيعبر عن التغير فى القيمة q خلال جيل واحد بالرمز Δq ، ولما كان فى حالة تعدد المظاهر المتوازن يجب ألا يكون هناك تغير فى قيمة q لذلك يفترض أن تكون قيم s و t تساوى صفرا ، أى أن تكرر المتوازن لـ q فى حالة قوة هجين متزنة يحبر عنه بالمعادلة :

$$\boxed{\hat{q} = \frac{s}{s + t}}$$

ومن ثم يكون التغير فى التكرار طفيفا جدا .

مثال تدريسي : لو طبقنا المعادلة السابقة على جين الخلايا الضلعية نجد الأتى

A ترمز للآليل المادى + و a ترمز للآليل الطافر Hb^s_p

فاذا فرضنا أن t هى معامل الانتخاب ضد الأفراد المتحبة الأصيلة Hb^s_p/Hb^s_p

وأن قيمتها تساوى ١ ، وأن معامل الانتخاب s ضد الأفراد الأصيلة

+ / يساوى ٠.٢٥ ومن ثم نجد أن \hat{q} تكون :

$$\hat{q} = \frac{0.25}{0.25 + 1} = 0.2$$

بينما لو كانت $s = 0.1$ ، فإن قيمة \hat{q} سوف تساوى ٠.٠٩ .
وبناءً على ما سبق ، فإن تكرار جين الخلايا النجمية في المشائر الأفريقية يقدر حالياً ما بين ٠.١٠ إلى ٠.٢٠ ، ومن ثم يفترض أن قيمة معامل الانتخاب s تتراوح ما بين ٠.١٠ إلى ٠.٢٥ .

المثال الثانى : أفضلية الخليط لمرض التليف الحوصلى Cystic Fibrosis
يوضح هذا المثال تمتع فرد خليط بأفضلية تكاثرية على كل من التركيبين الأصليين فالأطفال الأصليون لآليل التليف الحوصلى الميت يعطون دليلاً عن المرض في مرحلة الطفولة . ومن ثم فالآباء الخليطون لمثل هؤلاء الأطفال كثيراً ما يتخذون قراراً ضد إنجاب مزيد من الأطفال خوفاً من خطورة إنجاب طفل مصاب بهذا المرض . لذلك فلا معنى لتحليل عدد النسل لآباء طفل عند "تليف حوصلى" ، وبدلاً من ذلك تدرس أحجام العائلات للأجداد الأطفال .
وتبين الدراسات التى أجريت في هذا المجال أن متوسط نسل الأجداد الحاملين لآليل التليف الحوصلى كان حوالى ٤٣ ر ٤٤ فرداً ، بينما كان هذا المتوسط للأجداد العاديين هو ٤٣ ر ٣٤ فرداً . وهذا الفرق الجوهرى في الأفضلية التكاثرية للخليط لهذا الجين لا يغتر ميل الأزواج الخليطين لإنجاب نسل أكثر - وربما يكون التفسير يرجع إلى :

- معامل إجهاض تلقائى منخفض .
- رغبة نفسانية لإنجاب أطفال أكثر .
- لكن النتيجة تقترح وجود قدرة تكاثرية أعلى كأساس لتمدد المظاهر المشاهدة .
وتعتبر ظاهرة قوة الهجين Heterosis المشاهدة في كثير من نباتات المحاصيل الزراعية وأشجار الغابات وحيوانات المزرعة وغيرها من أهم الأمثلة على أفضلية الخليط وتطبيقاتها العملية .

مرض تاي - ساكس وأفضلية الخليط :

Tay-Sachs Disease and Heterozygote Advantage

عندما يتأصل عدد من الطفرات الضارة في المستودع الجيني الآدمي يؤدي ذلك إلى تكوين تنوع من الأمراض تعرف في مجملها بأمراض التراكم الليسوسومي "lysosomal storage diseases". والفرد المصاب بهذه الأمراض يفتقر تخليق إنزيم لهوسومي خاص مسئول عن تحليل نوع من الجزيئات الضخمة (سكر معقد عدهن سكرين - حمض نووي) في أنسجة الفرد.

ومن أكثر أمراض التراكم هذه مرض تاي - ساكس الذي ينتشر في العشيرة اليهودية في الولايات المتحدة الأمريكية. وهذا المرض يتسبب عن جين متحوي hexA محمول في الكروموسوم الآدمي رقم ١٥. والأطفال المصابين بالمرض hexA/hexA مميّزون وراثيا في إنزيم يسمى ن - أسيتيل هكسوسامينيداز (N-acetyl hexosaminidase A). وعادة يخضع هذا الإنزيم مادة الهكسوزامين الطرفي من دهن غدة مصيبة في المسخ تعرف بغدة GM₂. وفي الأطفال المصابين بمرض تاي - ساكس تتجمع مادة الـ GM₂ المصبية التي لم يحدث لها تشيكل داخل النخ. مما يؤدي لاضطلال نخي ثم الموت في عمر لا يتجاوز ثلاث سنوات. وبين الجدول (١ - ٤) بعض الإحصاءات الخاصة بهذا المرض.

وكما يتضح من الجدول فإن الحالات تصيب أطفال من آباء غير يهود في الولايات المتحدة. إلا أن الأليل ينتشر بوجه خاص بين أنسال اليهود الأشكنازيين الذين انفصلوا من السفارديين (البحر الأبيض) واليهود الشرقيين في عام ٧٢ بعد الميلاد والذين هاجروا إلى أوروبا. وعند فحص أخوة عائلات معروف أنها تحمل أليل تاي - ساكس فإن معدل قابلية الحياة يكون أعلى بدرجة جوهريّة عما في عائلات خالية من الأليل. مما يقترح أن المقاومة لمرض غير مميّز في مرحلة الطفولة قد يعطى الأفراد الخليطين أفضلية حيث يكون الأليل محتفظاً به فيهم.

جدول (٤ - ١) : إحصاءات عن مرض غاي - ساكن في الولايات المتحدة الأمريكية :

المشيرة	جميع المشيرة	عدد المواليد متوحدا	تكرار الاصول	المعدن السنوي للحالات الكلية	تكرار الخطا	الجميع للخيلين
اليهمود	٦١٨٤٠٠٠	١٠٧٥٦٧	٠٠٠٠٠١٦	٢٢	٠٠٠٢١	١٦٠٧٣٢
غير اليهمود	٢١٥٣٩٢٣٢٦	٣٧٤٧٨٤٤	٠٠٠٠٠٠١٧	٨	٠٠٠٢٩	٦٢٤٦٤١

من كتابه : المراتة - تاليف أرسولا جوبينف ١٩٧٨ - الطبعة المبرية ١٩٨٢ - ترجمة د . هاشم حسن
و د . أحمد الله رقاوى .

معاملات الانتخاب في حالة أفضلية الخليط:

في العشائر الأفريقية الموروثة بالملاريا وجد أن جين أنيميا الخلايا المنجلية Hb_B^s له تكرار عالٍ مُحْتَفَظ به ما بين ٠.١٠ إلى ٠.٩٠. ما يشير لوجود معامل انتخاب مرتفع نسبياً (حوالي ٠.١٥) ضد الأفراد العاديين $+/+$ بينما كانت تكرارات الأليلات الخاصة بمرض الطيف الحوصلي ومرض تاي - ساكس أقل بكثير. فالمرض الأول كان حوالي ٠.٠٢ في العشائر القوقازية والثاني كان حوالي ٠.١٢٦. بينما اليهود الأشكنازيين وحوالي ٠.٠١ في العشيرة غير اليهودية. ومعنى ذلك أن معاملات الانتخاب ضد الأفراد السائدة الأصلية لابد وأن تكون منخفضة. ولتقدير ذلك نفترض أن s وهي معامل الانتخاب ضد الأفراد الأصلية تساوى واحداً. ومن ثم يمكن إعادة كتابة المعادلة السابق ذكرها والخاصة بالتكرار المتوقع (\hat{q}) كالآتي:

$$s = \frac{\hat{q}}{1 - \hat{q}}$$

فإذا طبقنا هذه المعادلة على مرض تاي - ساكس، نجد أن:

$$s = \frac{0.0126}{1 - 0.0126}$$

ما سبق نجد أن أفضلية خليط قدرها $\frac{1}{81}$ % فقط تكفي كأفضلية إنتخابية في الجزء الخليط من العشيرة للاحتفاظ بهذا الجين عند تكراره المنخفض في العشيرة اليهودية.

نفسه الأنواع: Species Formation

هنا ما توجد مشيرتان مختلفتان وراثياً بدرجة كافية تسمح بحدوث "هزلة تكاثورية reproductive isolation"، في هذه الحالة يطلق على كل مشيرة أنها تتبع نوعاً مختلفاً. وفي هذه الحالة نجد أن أفراد المشيرتين تفعل في التزاوج الطقائى أو تفعل في تكوين نسل خصب لو حدث التزاوج. وموضع التسرع له مراجعته العملية الخاصة. لكننا سوف نتاوله هنا من زاوية الميكانيكيات التي يترجم بواسطتها تعدد المظاهر في المشيرة الى نفس الأنواع.

أولاً : التنوع في العشائر الصغيرة Speciation in small populations

إن نشأة نوع جديد يمكن يحدث عن طريق غزو عدد صغير من الأفراد لمنطقة جغرافية معزولة . فالتداخل ما بين التأثير المؤسس founder effect والانطلاق الوراثي العشوائي random genetic drift يمكنه أن يغير التكرارات الأليلية "لعشيرة منشقة Splinter population". ويترتب على ذلك أن تختلف هذه العشيرة عن العشيرة الأصلية. وبالإضافة فإن الضغوط الانتخابية في البيئة الجديدة قد تختلف جوهرياً عن تلك التي في البيئة القديمة . فإذا كانت الجينات المؤثرة في نواحي التكاثر بين تلك التي تتأثر بالانتخاب أو بالانطلاق الوراثي العشوائي ، فبالأكيد سوف تتطور أنواع جديدة بسرعة .

ثانياً : التنوع من خلال المعزولة البيئية :

Speciation by ecological isolation of populations

فيما سبق أوضحنا أن الانتخاب النوع diversifying selection يعمل كخلق لاثنتين أو أكثر من المظاهر الموجودة معاً داخل عشيرة ما ، كل واحد توائم مع ظروف مختلفة في البيئة المحلية . وإذا فشلت الظروف البيئية في عزل المظهرين عن بعضهما ، فقد يترتب على ذلك استمرار تعدد مظاهر متوازن على مستوى العشيرة ككل . أما إذا بدأت الأفراد داخل كل مجموعة في التزاوج الاختياري assortative mating or inbreeding مع بعضها البعض ، فإنه سوف يتكون داخل العشيرة مستودعين جايتميين مختلفين . مما يعطي الفرصة لحدوث تنوع ، وانشقاق العشيرة إلى نوعين مختلفين ، بفشلان في التزاوج مع بعضهما لو أندمجا من جديد .

التطور الجزيئي : Molecular Evolution

التطور الجزيئي هو أحد فروع علم الوراثة الحديث الذي يبحث في تفهيم العلاقات التطورية بين المجموعات التقسيمية للكائنات الحية المختلفة من خلال ثلاث اتجاهات :

١ - مقارنة التراكيب المظهرية للكروموسومات المجموعات التقسيمية .

- ٢ - مقارنة جيناتها المختلفة .
- ٣ - مقارنة نواتج هذه الجينات .
- ٤ - مقارنة مكوناتها من الأحماض النووية وتتابعاتها .

ويهدف هذا الفرع الحديث من وراثة المشائير على المستوى الجزيئى السى استيضاح سبل تطور الأطعم الجينية الحديثة من الهيئات الجينية لبدائيات النوى (prokaryotes) .

أولاً : تكرارات الدن فى التطور :

يتفق علماء الوراثة الجزيئية على حقيقة هامة ، وهى أن تكرارات الدن المحمل بالمعلومات الوراثية ، سواء أكانت جينات ، أو مقاطع كروموسومية أو كروموسومات كاملة تلعب دوراً هاماً فى عملية التطور . ويُفترض أن الدن المتكرر يتمتع بنوع من المناعة الانتخابية لدرجة أن بعض الجينات التركيبية st.genes الهامة لا يمكنها القيام بوظيفتها طالما أنها تتواجد فقط فى جرعات أحادية أو ثنائية . وحيث أن مناطق الدن المكررة قد تكتسب طفرات موضعية دون أن تؤثر فى حيوية عوائلها ، فإن جينات جديدة (قد تكون ذات إمكانات هامة) قد تتطور منها وهناك العديد من الأمثلة على تطور الجينات بواسطة التكرارات مثل:

- أ - جينات الدن الريبوسومى rRNA genes
 - ب - جينات توافق الأنسجة Histo-compatibility genes
 - ج - عائلات جينات الجلوبيين التحصينية Families of immunoglobulin genes
 - د - تغيرات التعدد الكروموسومى المجموعى Chromosomal polyploidy
- والتي ساهمت بدرجة كبيرة جداً فى تطور النباتات الراقية .

ثانياً : التبدلات الكروموسومية فى التطور :

- | | |
|---|------------------------|
| تتمثل التبدلات الكروموسومية الانتقاصات deletions والتكرارات | inversions . وتعطى هذه |
| duplications والانمكاسات | |

التغيرات تأثيرات مختلفة عن تكرارات الـ دن أ نوجزها فيما يلي :

- أ - قد تُجِيع مقاطع من الـ دن أ - تطورت منفصلة - مع بعضها .
- ب - قد تُفصل مقاطع من الهيئة الجينية للفرد كانت قبل ذلك متجاوزة .
- ج - قد تُستبعد مقاطع من الهيئة الجينية نهائياً .
- د - قد تعكس ترتيب تتابعات جينية معينة .

وهنا نتذكر أن تعبيرات الجينات قد تتأثر نتيجة تغير مواقعها أو تغير مواقع جينات أخرى كانت قريبة أو بعيدة عنها . فعلى سبيل المثال قد تلعب الانعكاسات دوراً هاماً في استبقاء جينات مهمة لمواءمة معينة مع بعضها كما هو الحال في أنظمة الجينات الميعة المتوازنة *balanced lethal systems* . كما قد تصبح بعض الانعكاسات الكروموسومية الترتيب الصحيح للجينات إذا أصبح الكروموسوم المعكوس ثابتاً في نوع متطور حديثاً . وفيما يلي مثال لتوضيح دور التبدلات الكروموسومية في التطور في رتبة الرئيسات (الثدييات العليا) .

بمقارنة الطرز الكروموسومي للـ انسان مع طرز كروموسومات الشامبانزي والغوريلا وإنسان الغاب ، وجد أن كل شريط في كروموسومات الإنسان له قرين في كروموسومات القرد اللانبي الكبير ، وعلى الأقل توجد ٨ إنعكاسات رئيسية تميز الطرز الكروموسومية للإنسان والشامبانزي ، وعلاوة على ذلك ، هناك اعتقاد بأن الكروموسوم رقم ٢ في الإنسان قد نشأ نتيجة إلحام بين كروموسومين صغيرين منحرفي السنتروميتر *acrocentric* . وجد في الإنسان البري ، ما ترتب عليه نقص في العدد الكروموسومي الأحادي من ٢٤ في الإنسان البري إلى ٢٣ في الإنسان العساوي (الحديث) ، إلا أن دور هذه التغيرات الكروموسومية في تطور الإنسان مازال ينقصه الدليل القنص .

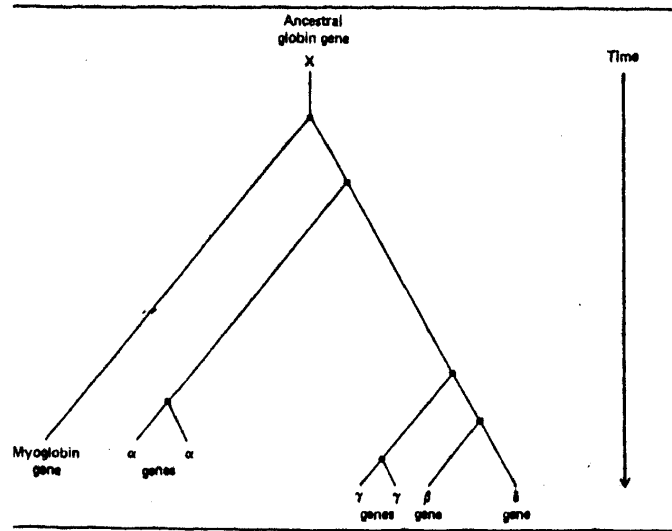
ثالثاً : تطور البروتين والحركة الجزيئية : *Protein evolution and the molecular clock*

عند مقارنة تتابعات الأحماض الأمينية للبروتينات التي تشترك فيها مجموعات

تفسيرية متنوعة ، يمكن أن تتوافر البيانات التفصيلية عن التطور الجزئى . ولقد نجحت حتى الآن هذه الدراسات فى :

- أ - السيتوكروم c الموجود فى جميع الكائنات ميزات النسوى .
- ب - الهيموجلوبين الموجود فى جميع الفقاريات ، وهو ينتمى لمتعددات ببتيدات الجلوتين الأكثر بدائية .

فبروتين مثل الهيموجلوبين الذى يكون متعدد المظاهر polymorphic بطريقة نموذجية داخل النوع البشرى . ونعتبر الصورة البارزة للهيموجلوبين فى نوع ما فريدة unique ومقارنة تتابع أحماضه الأينية مع تتابع الأحماض الأينية فى نوع آخر ، ثم حساب الحد الأدنى للاستبدالات النوتيدية اللازمة للتبدل من تتابع حمض أمينى إلى تتابع حمض أمينى آخر ، يمكن تحديد درجة التطور . وبين الشكل (٤ - ٢) العلاقات التطورية المقترحة بين مختلف جينات الجلوبيـن .



شكل (٤ - ٢) : العلاقات التطورية المقترحة بين مختلف جينات الجلوبيـن الجينات المتكررة مثلة بدوائر مظللة .

-122-

- ١٣٣ -

الجزء الثاني الوراثة الكمية

-136-

الباب الخامس
الوراثة الكمية
Quantitative Genetics

مقدمة :

يختص هذا الفرع من علوم الوراثة بدراسة توارث الصفات التي تظهر طسرازا مستمرا من التباين continuous variation وهو مبنى على توارث الجينات المتعددة Polygenes ووراثة العشائPopulation Genetics • لاننا هنا نهتم بتأثير الجينات على الصفات القياسية metric traits على مستوى العشيرة •

إن الخواص الأساسية للتباين المستمر أساسية لنظرية التطور ولأجراء التحسين الوراثي في الكائنات النباتية والحيوانية •

لقد بدأت الخطوات الأولى في دراسة توارث الصفات الكمية منذ حوالي ٨٠ عاما مضت ، عندما وضعت نظرية العوامل متجمعة الأثر cumulative effect

(أو نظرية توارث الجينات المتعددة) • والضمنون الكامل لهذه النظرية تحقق تدريجيا • وبالمثل ، فالنماذج الخاصة بالتجارب والتحليل الاحصائية الضرورية لدراسة التباين المستمر قد تحققت أيضا تدريجيا • وبالرغم من ذلك ، فقد تحقق تقدم ملحوظ وليس فقط يمكن تفسير التباين المستمر وراثيا • بل أيضا يمكن تصميم تجارب تمكننا من فهم وقياس المقادير الوراثية parameters الخاصة والتي يمكن أن يحلّ بواسطتها التباين المستمر • بل يمكن أيضا التنبؤ بسلوكه من خلال بعض هذه المقاييس •

وفي خلال ال ٤٠ عاما التي مضت ، حدث تقدم كبير في الدراسات الوراثية للتباين المستمر • فقد وضعت النظريات واسعة لتشمل • على وجه الخصوص • التداخل بين الجينات اللا أليلية Non-allelic Interactions و أيضا التداخل بين التركيب الوراثي والبيئة Genotype-environment interactions ولقد أدخلت الطرق الحديثة في التحليل الوراثية • والتي من بينها • بل من

الصفات Characters

المظهر والطرز الجينى (الفينوتايب والجينوتايب) : Phenotype & Genotype

فى علم الوراثة يُطلق البَحَاة المصطلح "صفة" character على أى خاصية لكائن ما يكون لها تشابهات واختلافات ذات طبيعة وراثية يمكن التعرف عليها بين أفراد المشيرة . وهناك هديد من الصفات من المعروف أنها تُظهر درجات من التباين الوراثى . وكلمة زادت معرفتنا بخصائص الكائنات الحية ، كلما زادت قائمة الصفات ذات الطبيعة الوراثية . فعلى سبيل المثال القائمة التالية من الصفات جميعها يعرف بأنه يُظهر درجات من التباين الوراثى :

- (١) سلوك الجينات والكروموسومات .
- (٢) شكل وتركيب الخلوية .
- (٣) شكل وتركيب الكائن .
- (٤) الخصائص الفسيولوجية والكيموحيوية .
- (٥) الصفات النفسية والسلوكية .
- (٦) المقدرة التزاوجية . mating ability
- (٧) الخصوبة . Fertility
- (٨) المقاومة للأمراض والسموم .
- (٩) القدرة على إصابة العائل .
- (١٠) الاستعداد للإصابة بالمرض .
- (١١) إنتاج المولداات (الأنثجينات)
- (١٢) الذكاء .

وغير ذلك من الصفات المُميزة لمختلف أنواع الكائنات الحية . وحقيقة الأمر يصعب القول أنه توجد صفة ما فى كائن ما لا تُظهر تباينا وراثيا ، طالما وُضعت هذه الصفة تحت الاختبار الدقيق والمناسب . وبالإضافة لذلك ، فإن درجات التباين

الوراثى التى يمكن إدراكها فى صفة ما ، قد تتفاوت بحيث تكون من الصّفر السدى لا يمكن إدراكه بالعين المجردة إلى الكبر الذى يمكن ملاحظته على الفور .

العلاقة بين الجين والصفة :

يمكن إدراك وجود الجينات المتحركة فى الصفات المختلفة من خلال تأثيراتها فى تغيير التعبير المظهرى للصفة المشاهدة فى كائن ما . وتطلب جميع الدراسات الوراثية معرفة بعض الاعتبارات من العلاقة بين الجين والصفة . ولقد قاد موضوع التباين المستمر continuous variation للصفات الكمية إلى تناول هذه العلاقة مما أدى الى ظهور ثلاثة أسس عامة فى هذا المجال :

الأساس الأول : ظهر من دراسات عالم الوراثة السويدى "جوهانسن Johansen" ، وهو أنّ الشكل المظهرى (الفينوتايب) للصفة هو الحصلة النهائية للتركيب الوراثى والبيئة . وبناءً على ذلك ، فالتباين المشاهد فى صفة ما ، قد يكون نتيجة لتباين إما فى التركيب الوراثى أو فى البيئة . وكما أشار جوهانسن ، فإنّ نوعى التباين نفس الصفة (الوراثى واللاوراثى) لا يمكن تمييزهما من مجرد النظر . فمثلاً نبات ما أو حيوان ما قد يكون صغير الحجم بسبب قلة التغذية أو بسبب جيناته من أصله . ولا يمكن تمييز أى من السببين من بعضهما إلا بواسطة "الاختبارات التربوية" .
الأساس الثانى : هو أنّ التباين الوراثى قد يظهر نتيجة للتغير فى أى عدد من الجينات . وهذه الجينات المسببة للتباين فى نفس الصفة ، يمكن أن تتداخل مع بعضها بعدة طرق مختلفة :

أ - قد تكون هذه الجينات عناصر فى نظام متعدد الجينات polygenes كما فى الجينات التى تؤثر فى عدد الشعيرات المبطنية فى حشرة الدروسيفيلا .
ب - من ناحية أخرى ، قد تكون تغيرات "الجينات أساسية" Major genes كما هو الحال فى كثير من الجينات التى تؤثر فى لون الأزهار فى النباتات أو فى الكلوروفيل أو فى الجينات المؤثرة على الشوكات الدقيقة فى حشرة الدروسيفيلا (حوالى ٧٠ جينا) ، وغير ذلك من الجينات . وعلاوة على ذلك فلكما أن فردين

أو سلالتين قد يختلفان فيما بينهما لاني عدد من الجينات ، فإن أي فرد من
أو سلالتين قد تكونا متشابهتين في المظهر نتيجة لجينات مختلفة ، فعلى سبيل المثال
يحتوي كل من القطن الأمريكي *G. hirsutum* والقطن المصري *G. barbadensis*
على بقع ملونة كبيرة على ثلاث الأزهار ، متشابهة تماما ، لكن الاختبارات الترميمية
قد بينت أن التظيم الهندسي الوراثي لهذه الصفة يختلف في الحالتين (هالدين ،
١٩٣٦) . وقد توجد اختلافات ماثلة داخل النوع الواحد ، فلقد ذكر العالم
كلارك (١٩٦٠) أن الذيل القصير على الأذن الخلفية لذباب الزيد *P. dardanus*
يخضع لسيطرة جين واحد في بعض السلالات ولتوكب من الجينات المتعددة
polygenes في سلالات أخرى .

إن الأساس الوراثي لجمال الأشكال المظهرية لصفة ما ، يمكن اكتشافه فقط
بالاختبارات الترميمية ، ففي بعض الأحيان يكفي اختبار واحد فقط لكشف هذا الأساس
الوراثي ، لأنه عندما يوجد اختلاف نتيجة لجين رئيس واحد ، فإن التركيب الوراثي
يمكن إدراكه من الشكل المظهري . لكن هذا الوضع لا يمكن إطلاقا الوصول إليه
عندما يكون التباين معتمدا على نظام عديد الجينات ، وذلك نتيجة للتبادل والتداخل
في التأثير لكل من العناصر الجينية في النظام الوراثي مع بعضها البعض أو مع عوامل
أخرى لا وراثية .

الأساس الثالث : وهو يتصل بالجين والصفة ، فكما أن صفة واحدة يمكن أن تتأثر
بأكثر من جين واحد ، فإن جينا واحدا يمكنه أن يؤثر في أكثر من صفة - وهذا
يعرف بالآثر المتعدد للجين manifold or pleiotropic effect
لذلك يبدو واضحا أنه بينما أن شكلا مظهريا ما يمكن أن ينسب إلى تركيب وراثي
معين بصورة شاملة ، فإنه لا يمكن أن تنسب أجزاء من الشكل المظهري لأجزاء من
التركيب الوراثي ، فالجينات في نواة ما يجب أن ينسب بعضها لبعض في التأثير ، و
كذلك الصفات يجب أن ينسب بعضها لبعض في التكوين Development .

التباين المتقطع والتباين المستمر

يمكن تقسيم الصفات الوراثية في جميع أنواع الكائنات الحية الى قسمين رئيسيين هما :

(١) الصفات الوصفية : Qualitative characters

وهي التي يكون فيها التباين أو التصنيف variation من النوع المتقطع discontinuous ، حيث يكون من السهل تقسيم هذا التباين الى فئات مظهرية محددة (شكل ١-٥) أي لا يوجد تداخل بين فئاتها المظهرية . وقد ظهر أن هذه الصفات يتحكم فيها إما جين واحد فقط أو عدد من الجينات . كما أن ظروف البيئة قد تكون ضئيلة الأثر ، أو قد لا تؤثر إطلاقاً على الجين أو الجينات التي تتحكم في هذه الصفات . وكثال لهذا النوع من التباين نذكر الصفات المندلية التقليدية التي نعرفها كصفات اللون والشكل في بذور البسلة ، وشكل الثمرة في نبات كيس الراعي ، ولون الفئران في القوارض ولون العيون ومجموعات الدم في الانسان . وقد أمكن تفسير السلوك الوراثي لهذه الصفات باستخدام الطرق الوراثية المندلية ، حتى في الحالات التي كان تداخل الجينات أو ارتباط الجينات سبباً في تعقيد هــا .

(٢) الصفات الكمية Quantitative characters

Metric characters

قد يطلق عليها أيضا أسم الصفات القياسية

وهي التي ليس من السهل تحديد الفرق بوضوح بين الأفراد المكونة لمجموعة تجرى فيها دراسة لهذه الصفات ، حيث تتداخل مظاهر الأفراد كثيراً مع بعضها ويكون التباين في المجموعة من النوع المستمر إذ ليس من السهل - في كثير من الحالات - أن لم يكن جميعها - تقسم المجموعة (أو النسل) الى فئات مظهرية محددة (شكل ١-٥) . بل يكون التباين متدرجاً بين الحدين الأدنى والأقصى لكل صفة ، مما يجعل الفئات المظهرية للمجموعة (أو النسل) متداخلة مع بعضها ، وصعب من الصعب حصر عدد الأفراد داخل كل فئة ، مما يجعل استعمال الطرق المندلية صعباً في تحليلها . والفرق الأساسي بين توارث الصفات الوصفية والصفات الكمية ينحصر في عدد الجينات

عند دراسة توارث الصفات القياسية يُعزى أساساً للمكونات الأربعة :

- ١ - تكون وراثى Genetic component
٢ - تكون بيئى Environmental
٣ - تكون نتيجة التداخل بين البيئة والوراثة Genotype-Environment inter
- وقد تتداخل هذه المكونات مع بعضها بما يجعل التباين المظهرى أكثر تعقيدا . وتختلف نسبة كل مكون للآخر باختلاف الصفات وتعتبر الصفات الاقتصادية ومحظها يمكن قياسه كيا مثل وزن الجسم ، طول الجسم ، كمية إنتاج اللبن أو البيض ، وزن البهية ، نسبة الدهن فى اللبن - كأثلة حيوانية ، ومحصول النبات وكمية المحتوى البروتينى ، وزن الحبة أو البذرة . . . إلخ - من الصفات ذات الطبيعة الكمية . ولما كان السلوك الوراثى لهذه الصفات معقدا وصعب الوصول إليه بالأساليب المنديلية التقليدية ، فقد لجأ علماء الوراثة إلى الطرق غير المباشرة ، أى الطرق الرياضية والإحصائية البيولوجية لتحليل توارث هذه الصفات ، ووصف نوع وكمية التباين فيها بمعاملة إحصائية للمعشيرة .

مثال : صفة مثل طول القامة في الانسان فظهر لنا رجلا مستورا في التمهيد بين
 حديثين واسعين ، والتمهيد المركزي للصفة يكون أكثر تكرارا في أى عائلة أو عشيرة ،
 وتتأخر التكرار كلما اتجهنا ناحية الطرفين الحديثين - وتوزيع التكرارات للصفات
 مختلفة التمهيد بالقرب - في كثير من الأحيان - من النحنى الطبيعي
 ملخص الجدول (٥ - ١) أهم الفروق بين الصفات الكمية والصفات

جدول ٥-١ : ملخص للفروق بين الصفات الكمية والوصفية :

الصفات الكمية	الصفات الوصفية
١ - صفات قياسية metric كالطول الوزن ، العمر ، اللون ، الخ	صفات نوعية لا يمكن قياسها كاللون والشكل والسلوك وفصائل الدم ، الخ
٢ - التباين للفروق بينها متصل continuous و قياسات الشكل المظهرى تتداخل وتكون منحنى متصلا يصعب وضع حد فاصل بين فئاتها .	التباين للفروق بينها متقطع discontinuous و تقع في فئات مظهرية محددة يمكن عزلها بسهولة .
٣ - يتحكم فيها جينات عديدة (بوليجينات) ذات أثر تجمعى أو تراكمى ، يصعب تحديد أثر كل منها بفسرده .	محكومة بجين واحد أو جينات فردية قليلة ، كل منها له أثر محدد .
٤ - عوامل البيئة تلعب دورا هاما فى تحديد مظهر الصفة لتداخلها مع أثر الجينات التى تحكمها .	ليس للبيئة أثر كبير على مظهر الصفة ، و أن وجد فهو ضئيل .
٥ - تختص بمسائل تقع فيها جميع طرق التزاوج الممكنة .	تختص بتفحيحات فردية و دراسة نسل كل منها على حده .
٦ - التحليل الوراثى غير مباشر باستعمال الطرق البيومترية لتقدير معالم العشيرة كالتوسط ، الانحراف القياسى التباين التباين المشترك والانحدار ، الخ	تحلل بالاحصاءات العددية والنسب Ratios

دور التباين الكمي في التطور: 'The role continuous variation in evolution'

إن دور التباين المستمر لا يمكن إغفاله كلية في عملية التطور . ولقد أوضح داروين أهمية الخطوات التراكمية الصغيرة في التغير التطوري . وبإيمان النظر في أي نوع من الكائنات الحية وخاصة الانسان ، يتضح لنا أن جزءاً من التباين بين الأفراد يكون كميًا . لذلك فإن الأساس الوراثي للتباين المستمر قد يفسر لفترة طويلة تحدياً كبيراً لعلماء الوراثة وإن كان عالمي البيومتری "جالتون" Pearson "و"بيرون Galton قد بيّنا بوضوح أن هذا التباين له - على الأقل - أساس وراثي . واستمرت كل من الطرق الجالتونية والطرق المندلية عاجزة عن تقديم الإجابة الشافية لهذا الأمر لفترة طويلة . إن تفهم أساس التباين المستمر قد تأجل لحين تدخل الطرق الوراثية والبيومترية . حيث أن كلامن السبيلين قد وفر ما ينقصه الآخر . فاحدهما قدم لنا الأسس التي يجب أن يعتمد عليها التحليل ، والآخر بيّن لنا الطريقة التي نتناول بها التباين المستمر ، والطريقة التي تعرضه في صورة تجعل التحليل ممكناً .

إن التداخل بين علم الأخصاء الحيوي (البيومتری) والتباين الوراثي المستمر تأخر نتيجة للمجادلات التي ظهرت بين علماء البيومتری وعلماء الوراثة المندلية بمجرد إعادة اكتشاف قوانين مندل . ولقد زادت حدة هذه المجادلات العلمية نتيجة لتضارب الآراء من أهمية كل من التباين المستمر والتباين المتقطع في التغيرات التطورية . وبدون أن عدم التفاهم قد برز نظراً لأن كلا الطرفين لم يكن قد تفهم المعنى الكامل للأساس السندلي لدور تأثير التركيب الوراثي على الشكل المظهري . وبدون أن علماء البيومتری قد اعتبروا أن التباين المظهري المستمر يعني شيئاً وراثياً مستمراً ، بينما وبدون أن علماء الوراثة المندلية قد اعتبروا أن التباين الوراثي المتقطع لا يتفق مع أي شيء آخر إلا التباين المظهري المتقطع . وفي الحقيقة فإن هيجدو فريز قد اعتبر أن استمرارية التباين في المظهر كدليل على كونه غير وراثي .

نشأة التباين المستمر :

نظرية الجينات المتعددة (البوليجينات) : Polygenic hypothesis

كيف يتأتى للتباين المتقطع المحدود والذي ينشأ من الانعزال الوراثى أن يترجم إلى تباين مستمر للصفات الكمية ؟ فى حقيقة الامر يوجد سببان لذلك :

- (١) الانعزال المتزامن Simultaneous segregation لكثير من الجينات التى تؤثر فى نفس الصفة (انظر التباين الوراثى فى جزء لاحق) .
 - (٢) التداخل الشديد لتباين مستمر حقيقى ناشئ من عوامل لا وراثية .
- وهناك خطوتان هامتان كان لابد أن تؤخذا فى الاعتبار قبل أن تدّج الطسرق البيومترية والوراثية معا . ففى عام ١٩٠٩ نشر العالم السويدي "جوهانسون Johansen" أبحاثه على نباتات الفاصوليا . وفى هذه الأبحاث وصف جوهانسون التجارب التى قادته لوضع نظريته عن السلالة النقيصة وعلى وجه الخصوص فقد بين النقاط التالية :

- ١ - أنه توجد عوامل وراثية وغير وراثية مسئولة معا عن التباين المشاهد فى وزن البذرة التى كان يد رسها .
 - ٢ - أن تأثير كل من العوامل الوراثية واللاوراثية من نفس المستوى .
 - ٣ - لا توجد وسيلة ، خلاف الاختبارات التجريبية للتمييز بين ما يساهم به كل منهما فى كمية التباين .
- وبناء على ذلك أصبحت العلاقات بين التركيب الجينى والشكل المظهرى أكثر وضوحا . فالتأثيرات المحددة للتركيب الوراثى أمكن تحليلها أو مخرجها والوصول إلى تباين مستمر فى المظهر بتأثيرات بيئية .
- فى نفس العام الذى قدم فيه جوهانسون نظريته ، قدم عالم إسكتلندا فى آخره هو "نيلسون - إبل Nilson-Ehle" الخطوة المكتملة ، ألا وهى نظرية

الجينات المتعددة (Multiple or polygenic hypothesis)

وهذه النظرية من الأمثلة التقليدية التى ساعدت كثيرا على توضيح الفجوة فى طبيعى التوارث بين هذين النوعين من الصفات . فقد بين "نيلسون - إبل

في نباتات القمح والشوفان - أنه يوجد عوامل وراثية متماثلة التأثير بدرجة كبيرة
إن لم تكن متطابقة تماما . فعلى سبيل المثال ، وجد ثلاثة أزواج من هذه العوامل
مسئولة عن اللون الأحمر بالمقابل للون الأبيض لحبة القمح ، وعندما ينعزل أى زوج
من هذه العوامل بمفرده فإنه يعطى في الجيل الثانى النسبة ٣ أحمر : ١ أبيض .
وعندما ينعزل زوجان معا يعطيان النسبة ١٥ أحمر : ١ أبيض وعندما تنعزل الأزواج
الثلاثة في آن واحد تعطى النسبة ٦٣ أحمر : ١ أبيض . ولقد وجد أيضا أن النباتات
ذات الحبوب الحمر في الجيل الثانى تتكون من تراكيب وراثية مختلفة وتم الوصول الى
هذه النتيجة بتتبع عائلات الجيل الثالث . فبعض عائلات الجيل الثانى أعطت
٣ أحمر : ١ أبيض والبعض الآخر أعطى النسبة ١٥ أحمر : ١ أبيض ، والبعض أعطى
النسبة ٦٣ : ١ أبيض ، والبعض الآخر أعطى نسلا كله أحمر . فاذا رمزنا لأزواج
الجينات الثلاثة المسؤولة عن اللون الأحمر بالمقابل للون الأبيض بالرمز :

$$R_1 - r_1 , R_2 - r_2 , R_3 - r_3 \quad \text{وكان - كما بين نيلسون -}$$

إيل R سائدًا سيادة وسطية على r . فان ذلك يؤدى الى أن تظهر الحبوب
بدرجات مختلفة من الأحمر إما بدرجة مكررة أو أصيلة فبينما يزيد R من قوة
إظهار الصفة فإن r لا يفسر من التعبير . فتناسب درجة احمرار الحبوب فى
الأفراد تناسبا طرديا مع عدد الاليلات R التى يحملها كل نبات .
ففى حالة أحد التلقيحات بين سلالتين إحداهما حمراء خفيفة والأخرى بيضاء
كانت حبوب نباتات الجيل الأول وسطا بينهما " أحمر خفيف جدا " . وفى الجيل
الثانى ظهرت النسبة ٣ أحمر : ١ أبيض ، مما يدل على وجود تفرق في زوج واحد
من الجينات كما لوحظ أن الحبوب الحمر في الجيل الثانى كانت من درجتين
أحداهما حمراء خفيفة تماثل الأب الأحمر والأخرى حمراء خفيفة جدا تماثل الجيل
الأول ، وقد حُلَّت هذه الحالة كالاتى :

الأب : بيضاء rr × RR حمراء خفيفة

الجيل الأول : حمراء خفيفة جدا Rr

الجيل الثانى : rr 1 بيضاء : 2Rr حمراء خفيفة جدا : 1RR حمراء خفيفة

وعندما ينعزل سببًا زوجان من الجينات $R_1 - r_1 , R_2 - r_2$ فلننسا

نحصل في الجيل الثاني على النسبة ١٥ أحمر : ١ أبيض . ولو أنزل ثلاثة أزواج من هذه الجينات :
 $(R_1 - r_1 , R_2 - r_2 - R_3 - r_3)$
 فإننا نحصل في الجيل الثاني على النسبة ٦٣ أحمر : ١ أبيض . ولقد أثبت تحليل النسل في الجيل الثالث (بتمية عائلات الجيل الثالث الناتجة من الاخصاب الذاتي لنباتات الجيل الثاني حمر البذور) أن النباتات حمر الحبوب كانت من تراكيب وراثية مختلفة . ومن ثم لم نلاحظ فروق واضحة في اللون بين النباتات حمر الحبوب و التي تعتمد في لونها على عوامل وراثية مختلفة . وقد حُلَّتْ الحالتان التي كان بكل منهما أكثر من زوج كالاتي :

الحالة الأولى : أبيض الحبوب أحمر د اكن : الآباء

$$R_1 r_1 R_2 r_2 \times r_1 r_1 r_2 r_2$$

الجيل الأول : أحمر وسط

$$R_1 r_1 R_2 r_2$$

١٥ أحمر : ١ أبيض : الجيل الثاني

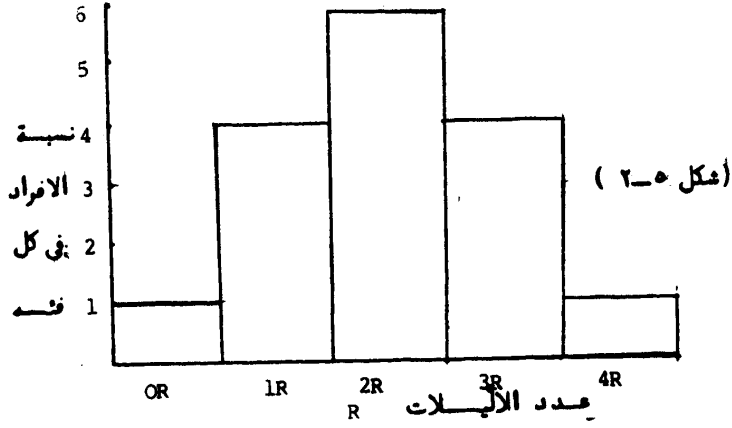
وظهرت الفئة الحمراء في أربع فئات متدرجة في الاحمرار ، بالإضافة للفئة البيضاء

وكانت النسبة كالاتي :

١ أحمر د اكن : ٤ أحمر متوسط : ٦ أحمر خفيف : ٤ أحمر خفيف جدا : ١ أبيض
 $0 R \quad 1 R \quad 2 R \quad 3 R \quad 4 R$

ولقد فسرت هذه الحالة على أساس وجود جينين يتحكمان في لون الحبة ، كل جين منهما له أليلان ، وأن هذه الأليلات ذات تأثير تراكمي حيث يزداد عمق اللون الأحمر بازدياد عدد الأليلات من ذلك نرى أن النسبة في الجيل الثاني أخذت بشكلًا آخر فأصبحت ١ : ٣ : ٦ : ٣ : ١ بدلا من النسبة التقليدية ١ : ٢ : ٣ : ٢ : ١ .
 ١ : ٣ : ٦ : ٣ : ١ لزوجين من الجينات . كما يلاحظ أن شدة الاحمرار في اللون الحبوب تتناسب طرديا مع زيادة عدد الأليلات (الشكل ٥ - ٢)

- ١٤٦ -



الحالة الثانية : (انحزال ٣ أزواج من الجينات تحكم لون الحبة في القمح)

أبيض × أحمر غامق : الآباء

$R_1R_1R_2R_2R_3R_3$ × $r_1r_1r_2r_2r_3r_3$

أحمر متوسط : الجيل الأول : $R_1r_1R_2r_2R_3r_3$

٦٣ أحمر : الجيل الثاني : أبيض

الفئة الحمراء (٦٣) تقع في ٦ فئات متدرجة في الاحمرار ، بالإضافة للفئة البيضاء وكانت النسبة كالآتي :

أبيض : أحمر خفيف جدا : أحمر خفيف : أحمر متوسط : أحمر : أحمر داكن : أحمر غامق

6R 5R 4R 3R 2R 1R 0R
1 : 6 : 15 : 20 : 15 : 6 : 1

(١) الجيل الثاني يحتوي على عديد من الفئات الوراثية .

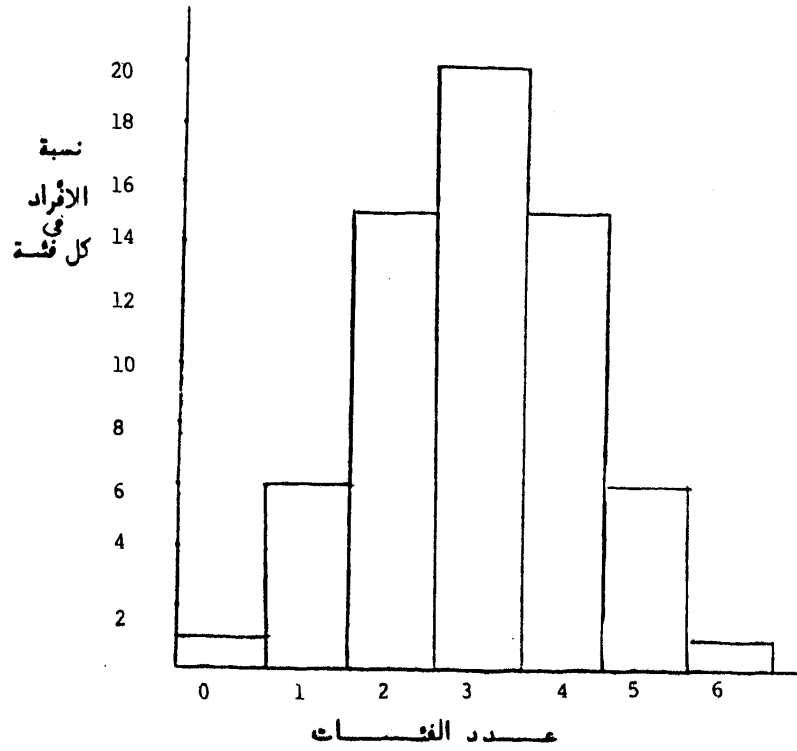
(٢) يلاحظ أن التوزيع التكراري لفئات الجيل الثاني يتفق مع مفكوك الممادلة ذات

الحددين : $(p + q)^n$

حيث : $p = q = \frac{1}{2}$

و $n =$ عدد الأليلات الجينات المتحركة في الصفة .

(٣) التوزيع التكراري يقترب من شكل المنحنى الطبيعي (شكل ٣-٥) .



شكل ٣-٥ : التوزيع التكراري للفئات عند الانعزال المتزامن لثلاثة جينات ذات أنسر التراكسي .

ملحوظة : يمكن استخراج عدد الفئات المظهرية المتداخلة باستعمال جدول مثل باسكال Pascal's Triangle ومن الواضح وجود بعض الاختلافات في درجة الاحمرار ولكن ظهر أن ذلك يتلائم مع عدد الجينات أكثر مما هو متلائم بموامل معينة . فمثلا درجة الاحمرار الأولى يمكن الحصول عليها بثلاثة

تراكيب وراثية مختلفة وهى : $R_1 r_1 r_2 r_3 R_3$, $r_1 r_1 r_2 r_3 r_3$

و $r_1 r_1 R_2 r_2 r_3 r_3$

و درجة الاحمرار الثانية يمكن الحصول عليها بستة تراكيب وراثية مختلفة وهى :

$R_1 r_1 r_2 r_2 R_3 r_3$ و $r_1 r_1 r_2 r_2 R_3 r_3$ و $r_1 r_1 R_2 r_2 R_3 r_3$

و هكذا $R_1 r_1 R_2 r_2 R_3 r_3$ و $r_1 r_1 R_2 r_2 R_3 r_3$ و $R_1 R_1 r_2 r_2 R_3 r_3$

في بقية درجات الاحمرار .

ما سبق يظهر أنّ العوامل المختلفة يمكنها أن تُعطى نفس الأثر ، وأنّ هذا الأثر يبدو متجمعا Cumulative . وبفرض عدم وجود أثر للبيئة في تحويل اللون في الفئات المظهرية المختلفة فإنّ قدرة العين البشرية محدودة في تمييز الفروق الضئيلة في اللون الأحمر بين هذه الفئات المظهرية المتعددة ، و يصبح من المستحيل إدراك هذه الفروق عند انعزال ، أو • أو أكثر من أزواج الجينات التي تتحكم في طبيعة توارث هذه الصفة .

ما سبق يتضح لنا كيف ينشأ التباين الوراثي المستمر من التباين غير المتقطع كما أن الوصول الى درجة الاستمرارية الكاملة يتم عن طريق تدخّل عوامل غير وراثية مما يزيد في درجة تدخّل الفئات الوراثية المختلفة .

إنّ المثال السابق هو أحد الأمثلة التقليدية التي ساعدت كثيرا على توضيح الفجوة في تفهم طبيعة توارث الصفات الكمية والصفات الوصفية • إن نظرية الجينات المتعددة توضح لنا الآن كيفية نشأة التباين المستمر المميّز للصفات الكمية الحقيقية . وتوجد طريقة تقريبية لتقدير عدد الموائع الجينية لصفة شبيهة بالكمية quasi-quantitative trait وذلك عن طريق تقدير نسبة أفراد الجيل الثانى (الناتج من تلقيح أفراد الجيل الأول F_1 الهجين مع بعضها) لأحد الأبيّن الأصليين • كما يتضح من الجدول التالى (جدول ٥ - ٢) .

جدول (٢-٥) : نسب النسل في الجيل الثاني المشابه لأحد الأبوين في حالة أنعزال n من الجينات .

عدد المواقع الجينية	1	2	3n
نسب الجيل الثاني F_2 المشابه لأحد الأبوين	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{64}$	$(\frac{1}{4})^n$

ملحوظة هامة :

يفترض أن هذه الجينات مستقلة التوزيع ، ولا يمرى ذلك في حالة وجود ارتباط ، وهو المتوقع عادة في حالة البوليجينات .

الباب السادس

مكونات التباين المظهري للصفات الكمية

Components of Phenotypic Variance

إنَّ التباين المشاهد بين أفراد أى عشيرة من عشائر الكائنات الحية عند قياس صفاتها الكمية قد يتسبب بواسطة اختلافات وراثية بين الأفراد وكذلك بواسطة الاختلافات البيئية ، وفى كثير من الأحيان نتيجة للتداخل بين التركيب الوراثى والبيئة . ويحدث التداخل عندما تسلك التراكيب الوراثية سلوكا مختلفا فى البيئات المختلفة ، لذلك فإن التوقعات الكمية الدقيقة لا يمكن حسابها إذا أخذنا فى الاعتبار التأثير الوراثى والتأثير البيئى منفصلين عن بعضهما . وتجزئة التباين المشاهد فى أى صفة كمية (قياسية) إلى مكوناته يتم عادة من خلال الطرق الاحصائية المعروفة باسم (تحليل التباين Analysis of variance (ANOVA) والمعروفة فى كثير من المراجع الاحصائية . إلا أننا هنا سوف نتناول التباين المظهري Phenotypic variance (الذى يرمز له بالرمز v_p or σ_p^2) للصفات الكمية - من وجهة نظر وراثية ، باعتبارها يتكون من ثلاثة مصادر رئيسية للتباين :

- أ - تباين وراثى Genetic variance v_G
- ب - تباين بيئى Environmental variance v_E
- ج - تباين نتيجة التداخل بين التركيب الوراثى والبيئة Genotype - environment interaction v_{GE}

لذلك يمكننا وضع المعادلة التالية لتحديد مكونات التباين المظهري :

$$V_P = V_G + V_E + V_{GE}$$

وجميع الدراسات الوراثية الكمية تأخذ في الاعتبار تقليل أثر التباين البيئي بقدر الامكان ، حتى يمكن فصل وتحديد كمية ومكونات التباين الوراثي وكذلك تباين التداخل .

التباين البيئي : Environmental variance

من المعروف أن أي كائن حي يوائم نفسه مستجيب بصورة ثابتة لظروف البيئة التي يعيش فيها . وتشمل البيئة في معناها الواسع كل العوامل الخارجية التي تؤثر في تعبير أي تركيب وراثي Genotype . وأي وصف وراثي لعشيرة ما من الحيوانات أو من النباتات أو من الادميين لا بد أن يأخذ في الاعتبار كل ملاسبات البيئة التي يعيش فيها والتي يُعَبَّر عنها بالتباين البيئي . وقد يشمل التباين البيئي تلك العوامل المتغيرة بوضوح مثل النمو في أماكن مختلفة أو في سنوات مختلفة ، أو تلك العوامل الأقل وضوحا مثل البيئات الأمية المختلفة ، والترتيب المختلف في تتابعات الولادة أو الاختلافات بين الظروف التي يتعرض لها أحد جانبي جسد الكائن دون الآخر .

ومن الناحية الاحصائية فإن التباين البيئي (V_E) يشمل كل التباين الذي لا يعزى مباشرة لانعزال الجينات - ولهذا يطلق عليه أحيانا اسم التباين اللاوراثي (non-genetic variance) ، ويشمل التباين البيئي مكونين رئيسيين :

(١) جزء لا يمكن السيطرة عليه (intangible) ويسمى من الناحية الاحصائية الخطأ (Error) وكذلك التفاعل بين الظروف البيئية والامكانيات الوراثية .

(٢) جزء يمكن السيطرة عليه والتحكم فيه controllable ، وعادة تضم التجارب الوراثية بحيث يمكن تقليل هذا الجزء من التباين البيئى إلى اقصى حد ممكن .

ويمكن تجزئة التباين البيئى الأخير إلى مكوناته حسب أهمية كل جزء منه :

فعلى سبيل المثال - التباين فى الوزن عند الولادة للتدبيات، وجد أنه يتوقف إلى حد كبير على ظروف البيئة وبخاصة ظروف التغذية والصحة الخاصة بالأم . والنتائج التالية توضح مكونات التباين المظهرى (V_p) لوزن الأطفال عند الولادة فى الانسان .

النسبة المئوية	مصدر التباين
٢٤	بيئة الأم Maternal environment
٢٠	التركيب الوراثى للأم Maternal genotype
١	عمر الأم Age of mother
٧	ترتيب الطفل No. of child
٣٠	خطأ Error
١٨	التركيب الوراثى للطفل Genotype of the baby

يلا حظ أنّ بيئة الأم قد ساهمت في جزء من التباين أكثر من التركيب الوراثي للطفل كما يلا حظ أيضا أنّ التباين البيئي (الخطأ) السدى لا يمكن السيطرة عليه قد ساهم أكثر في التباين الكلى .
قياس التباين البيئي :

يمكن بطريقة سهلة قياس معدّل التباين البيئي في العشائر السدى لا يوجد بها تباين وراثي كما هو الحال في التوائم الصنمية Identical twins وكما في النسل الناتج خضريا من نبات واحد . وفي مثل هذه الحالات فإنّ التباين الوراثي (V_G) genetic variance يساوي صفرا ، والتباين المظهرى (V_P) يساوي التباين البيئي (V_E) . ($V_P = V_E$) . كما أنّ هناك عشائر ضعيفة أو قليلة التباين الوراثي يمكن استعمالها بسهولة كوسيلة لتقدير كمية التباين البيئي ، ومن ذلك :

١ - السلالات النقية Pure lines

٢ - الهجن بين السلالات النقية Hybrids between indreds

يجب ملاحظة أنّ استعمال العشائر المتماثلة وراثيا Genetically uniform populations يؤدي إلى تقديرات مختلفة لكمية التباين البيئي ، فمثلا هُجن الذرة أظهرت درجة من التباين البيئي تقل بقدر ٣٠% عن درجة التباين البيئي للسلالات النقية الأبوية لهذه الهجن . يحدث ذلك بالرغم من أنّ مكونات التباين الوراثي لكليهما متطابقة . ويعزى ذلك إلى أنّ السلالات النقية (أو المرباة داخليا) inbred lines أكثر حساسية للتأثر بظروف البيئة بالمقارنة بالهجن الناتجة منها والتي غالباً ما تظهر نباتات أكثر عددا هذا التباين (أنظر الأمثلة

فى جزأ لا حق) .

التباين الوراثى : Genotypic Variance

قد ينشأ التباين الوراثى (v_G) كأحد أسباب الاختلافات المظهرية بين أفراد العشيرة (أو العشائر) من مصادر عدة :

١ - الانعزال المتزامن لعدد من الجينات تسيطر على الصفة الكمية .

ب - تدخل أثر هذه الجينات مع بعضها أو مع جينات أخرى non-allelic interactions قد يكون لها تأثير غير مباشر على الصفة الكمية تحت

الدراسة .

ج - بعض الجينات المؤثرة على الصفة الكمية قد تؤدى إلى تأثيرات تراكمية

(إضافية) additive effects على هذه الصفة ، ومن ثمَّ فإنَّ احلال (أو استبدال) substitution اليل محل آخر فى

موقع زوج من الجينات قد يتسبب مع زيادة أو نقص فى القيمة المظهرية

phenotypic value للصفة ، فعلى سبيل المثال لو أنَّ $A_1 A_1 = 4$

و $A_1 A_2 = 5$ و $A_2 A_2 = 6$ وحدة قياسية للصفة ، فى هذه

الحالة نجد أنَّ الأعداد تدل على القياسات التى فيها إضافة الأليل A_2

يسبب قيمة قدرها وحدة قياس واحدة .

د - قد تكون اسهامات الأليلات الخاصة بعدد من الجينات المؤثرة

فى الصفة الكمية أيضا ذات تأثيرات تراكمية (كما لاحظنا ذلك فى حالة

تراكم اللون الأحمر لحبوب القمح التى سبقت الإشارة إليها) .

هـ - التداخل الاليلى allelic interactions بين اليلات الجين الواحد قد يعطى ما يسمى بتأثيرات السيادة dominance effects .

وفى هذه الحالة فإن وجود اليل معين واحد قد يسبب ظهور شكل مظهرى معين للصفة - على سبيل المثال : $A_1A_1 = 4$, $A_1A_2 = 6$, $A_2A_2 = 6$ وهنا يجب ألا نخلط بين هذه التداخلات بين الاليلية وكذلك التراكبية additive ، وتلك التى تحدث بين الجينات المختلفة المتحكم فى الصفة الكمية . وتلك الأخيرة يطلق عليها التفوق Epistasis أو كما سبق non-allelic interactions . وفى هذه الحالة نجد أن التعبير المظهرى المتسبب عن زوج واحد من الجينات يعتمد على الاليلات الأخرى الخاصة بجينات أخرى ، على سبيل المثال التركيب الجينى Aa قد يعطى تأثيرا تراكبياً فى وجود الجين BB ، ولكنه قد يظهر درجة من السيادة فى وجود bb .

و - التداخلات اللااليلية : Non-allelic Interactions :

فى هذا الطراز من التباين الوراثى ، يتوقف استبدال اليل بأخسر على الاليلات الموجودة فى مواقع جينية أخرى فى النظام الوراثى . وهذه التداخلات اللااليلية بالنسبة لموقعين جينيين قد تكون من ثلاثة أنواع :

(١) اصيل × اصيل homozygote x homozygote مثلاً
aa أو AA مع BB أو bb وهذا الطراز من التباين قابل للشبات

(fixable variance) مثل التأثير الرئيسى لاستبدال الجين ، ويمكن أن يساهم فى الفروق الكمية بين السلالات النقية ، كما أنه ذو أهمية فى الانتخاب .

(٢) النوع الثانى هو مدى تغير درجة السيادة المشاهدة لزوج من الجينات $A - a$ طبقا للتركيب الوراثى bb أو BB فى الموقع الثانى ، وبالمثل قد تمتد السيادة بين $b - B$ على كون التركيب الوراثى للموقع الأول إما AA أو aa [homozygote x heterozygote] والعكس .
(٣) إن تعبير الخليط Bb قد يتوقف على وجود خلط مثل (Bb) فى الموقع الثانى ، والعكس صحيح .

والتداخلات اللا أليية من الطرازين الثانى والثالث غير القابلة للتثبيت (unfixable variance) . إلا أنها تلعب دورا هاما

فى ظهور قوة الهجين Heterosis .
وعند ما يشمل النظام الوراثى المتحكم فى الصفة الكمية تداخلات لا أليية بين جينات لثلاث مواقع وراثية أو أكثر تزداد شدة وتعقيدات هذه التداخلات ، إلا أن عند أنواع التداخلات تعقيدا هى التى تنشأ من التداخلات بين التراكيب الوراثية الخلطة [heterozygote x heterozygote] .

ويشار إلى هذه الطرز من التداخلات اللا أليية فى التباين المستمر للصفات الكمية بمصطلح عام كمجموعة واحدة وسمى التفوق (Epistasis) .

التباين نتيجة التداخل اللا أليلى : Nonallelic Interaction Variance :

سبق أن أشرنا إلى أن المكون الوراثى من التباين المشاهد فى توارث

الصفات الكمية قد يشمل جزءا يَفرز إلى التداخل بين تأثير الهلات الجينات المختلفة المتحركة في الصفة الكمية تحت الدراسة . وتعتمد الخصائص الأساسية لهذا النوع من التباين على إمكانية تقسيمه إلى مكوناته :

أولا : يُقسَّم طبقا لعدد الجينات المتداخلة إلى :

- أ - التداخل بين زوجين من الجينات Two-factor interaction .
 - ب - التداخل بين ثلاثة أزواج من الجينات Three-factor interaction .
- أو أكثر .

ولما كان التداخل بين عدد كبير من الجينات قد يساهم بقسط قليل في التباين ، لذلك يمكن تجاهله في كثير من الأحيان . ولا يوضح الأساس العلمي لهذا النوع من التباين ، سوف نتناول النوع (أ) بشيء من التفصيل فيما بعد .

ثانيا : التقسيم الثاني لتباين التداخل ، يعتمد على كون التداخل يشمل

القيم التربوية breeding values أو انحرافات السيادة .
لذلك يوجد ثلاثة أنواع من التداخلات ثنائية الجين (كما سبق الإشارة إليها) .

أ - التداخل بين قيمتين تربويتين breeding values وهو يعطى

تباين تأثير تراكمي \times تراكمي additive \times additive صومر لسه

$$\left(\begin{matrix} V_{AA} \end{matrix} \right) \quad \text{ب}$$

ب - التداخل بين القيمة التربوية لموقع وراثي والسيادة في موضع

آخر، وهذا يعطى تباين تأثير تراكمي \times انحراف سيادي

add, x dom. يرمز له بـ (V_D) وهذا التباين غير قابل

للثبات .

ج - التداخل بين الانحرافات السيادية لكلا الموقعين dominance

dominance x ويرمز له بالرمز V_{DD} .

ما سبق يمكن وضع التباين نتيجة التداخل بين الجينات في صورة

المعادلة التالية : $V_I = V_{AA} + V_{AD} + V_{DD} + \dots$

لكننا سوف نترك تفاصيل هذا النوع من التداخل للدراسات المتقدمة ،

لكن في التجارب البسيطة التي نعرضها هنا يترك هذا النوع من

التباين مع المكون السيادي ويشار إليهما معا تحت اسم " التباين

الوراثي اللا تراكمي non-additive genetic variance " .

التداخل بين التركيب الوراثي والبيئة :

يجب أن تدخل البيئة في الاعتبار في كل الحالات فيما عدا حالات

خاصة وقليلة جدا ، حيث أن جميع الصفات تظهر تباينا غير وراثي . والاستثناء

الوحيد هو صفة تكوين المولدات Antigen production . وهنا قد يكون

الكم quantity وليس الكيف specificity في الانتجين

هو المعرض لتأثيرات لا وراثية .

يمكن تمييز المكونات الوراثية واللا وراثية للتباين المستمر - المميز للصفات

الكمية من بعضها البعض بواسطة الاختبارات التربوية ومن ثم فتأثير البيئة

هو أحد الموائق الأساسية في التحليل الوراثي الكمي ، وهذا هنا أن نعزله

جانبا أثناء التحليل ، بالرغم من أن مكون التباين اللا وراثي لا يمكن استبعاد

كلية عند ما يتداخل كل من التركيب الوراثى والبيئة فى اظهار تأثير كل منهما
للا آخر .

وقد يتداخل التركيب الوراثى والبيئة معا بطرق عدة :

١ - قد تؤثر البيئة فى البنيا الوراثى لعشيرة ما بواسطة الضغط الانتخابى
selection pressure الذى تمارسه فى العشيرة ، وقد يُخلّ هذا بالانحرافات الوراثية والتوافق الجينية التى نتوقعها من نظرية وراثية
فى عشائر تحت التجربة .

٢ - قد تغير البيئة أيضا فى البنيا الوراثى للعشيرة باستحداث تغيرات
مستديية فى المادة الوراثية ، وهذه التغيرات قد تكون من نوعين :

أ - التأثير المطفر المعتاد والعام للإشعاع والمطفرات الكيماوية والملوثات
البيئية .

ب - والنوع الثانى تأثير من طراز مختلف تماما ، وقد اكتشفه العالم دورانت
Durrant عام ١٩٥٨ ، وطلق عليه تأثير دورانت
Durrant effect . فقد وجد أن نباتات الشمير لأصناف معينة ،
عند ما تنمى فى ثربة تحتوى على توليفات من الأسمدة النيتروجينية
والفوسفاتية والبوتاسية - لا تعكس فقط مجرد تأثيرات هذه المعاملات
أثناء نموها، لكنها أيضا تنقل هذه التأثيرات لنسلها فى الأجيال المتعاقبة ،
وطبيعة هذا التغير غير معروفة .

٣ - وأخيرا فإن أهم طرق التداخل ، والذى يهتما هنا ، هو أنّ التركيب
الوراثى للعشيرة والبيئة يتداخلان معا فى انتاج الاختلافات بين الافراد

والعائلات تحت الدراسة ، وذلك بتبادل الأدوار فيما بينهما أثناء النمو والتكوين والتمايز وذلك لتكوين تأثيرات غير قابلة للانتقال عبر الأجيال .
وربما يمكن كشف هذه التداخلات بواسطة التباين اللاوراثي لصفة ما في فرد أو عائلة ، حيث أنه يتغير بتغير التركيب الوراثي . والتباين اللاوراثي لفرد ما أو عائلة ما قد يعكس الاختلافات في البيئة الدقيقة التي يعيش تحتها أفراد عشيرة ما .

التباين نتيجة التداخل بين التركيب الوراثي والبيئة :

Genotype - environment interaction variance

أولا : في حالة وجود تلازم Correlation :

في معظم الأحيان يفترض عدم وجود تلازم correlation بين القيم الوراثية والبيئة للصفة تحت الدراسة ، وذلك مبني على أن اهمال ذلك قد لا يؤثر بدرجة كبيرة على الاستنتاجات المستخلصة من تجزئة التباين إلى مكوناته ، لكن في بعض الأحيان قد توجد صفات - مثل إنتاج اللبن في الماشية - تظهر علاقة بين الكفاءة الوراثية وكمية الغذاء التي تعطى للحيوان . في مثل هذه الحالة تستخدم المعادلة التالية لحساب قيمة التباين الناتج من هذا التلازم :

$$V_P = V_G + V_E + 2 \text{ cov}_{GE}$$

ملحوظة : cov_{GE} = التباين المشترك للبيئة والوراثة .

ثانيا : في حالة وجود تداخل : Interaction

عندما يوجد تداخل بين التراكيب الوراثية والبيئات التي تعيش تحت

ظروفها فإن القيمة المظهرية للصفة تصبح: $P = G + E + I_{GE}$

وفي مثل هذه الحالة نجد أن مصدراً إضافياً قد دخل ضمن مكونات التباين للصفة ، وهذا يمكن التعبير عنه بالمعادلة التالية :

$$V_P = V_G + V_E + V_{GE}$$

ما سبق يمكن تقسيم التباين الوراثي الى مكوناته كما يتضح من المعادلة

التالية :

$$V_G = V_A + V_D + V_I$$

حيث : V_A = تباين نتيجة التأثير التراكمي للجينات

Additive variance of genes

V_D = تباين نتيجة تأثير علاقات السيادة للجينات

Dominance variance

V_I = تباين نتيجة التداخل بين تأثير الجينات

Epistatic (or interaction) variance

ومن ثم يمكن التعبير عن التباين المظهرى الكلى للصفة الكمية طبقا للمعادلة

التالية :

$$V_P = V_A + V_D + V_I + V_E + V_{GE}$$

ويمكن تقدير قيم مكونات التباين المظهرى الموضحة فى المعادلة السابقة فى التجارب المصممة لذلك . فاذا افترضنا - على سبيل المثال - أنَّ الأَظْم الجينية كانت متطابقة لجميع الأفراد فى تجربة ما فيعنى ذلك أنَّ التباين المشاهد فى هذه العشيرة كله متسبب عن الاختلافات البيئية ، ومن ثمَّ فإنَّ :

$$V_P = V_E$$

مثال : فى الدروسوفلا ميلا نوجاستر ، قام العالم روبرتسون F. Robertson (١٩٥٧) بأجراء عدة تجارب لتجزئة التباين المظهرى الى مكوناته من التباين الوراثى والتباين البيئى للعديد من الصفات الكمية ففى هذه الحشرة .

والنتائج المبينة فى الجدول (١-٦) خاصة بالصفة " طول القفص الصدرى " thorax length بوحدات قياس $\frac{1}{100}$ ملليمتر كتعبير عن حجم الجسم . ولقد تم قياس التباين المظهرى فى كل من عشيرة غير متماثلة وراثيا genetically mixed population ومتزاوجة عشوائيا ، وعشيرة متماثلة وراثيا genetically homogenous population مكونة من الجيل الاول (F_1) لثلاثة هُجْن بين سلالات مرعاة تربية داخلية عالية highly inbred lines .

وتمثل العشيرة الاولى التباين الوراثى والبيئى معا ، بينما تمثل الثانية التباين البيئى فقط . ومن ثمَّ فبالطرح يمكن الحصول على التباين الوراثى .

جدول (١-٦) فصل التباين الوراثي عن التباين البيئي من التباين
المظهري الكلي .

Population	Var. components	Observed var.
Mixed	$V_G + V_E$	0.366
Uniform	V_E	0.166
Difference	V_G	0.180
	$V_G / V_P =$	0.180/0.366=49%

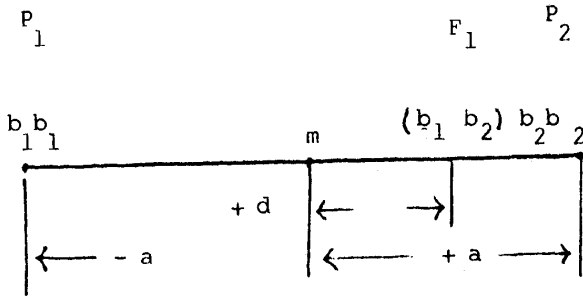
وتبين بيانات الجدول السابق أن ٤٩ % من التباين الكلي للصفة
في العشيرة غير المتماثلة وراثيا يحزى إلى اختلافات وراثية و ٥١ % إلى
اختلافات لا وراثية .

وسوف نتناول في الأجزاء التالية الأسس التي بنى عليها تجزئة التباين
المظهري الكلي إلى مكوناته المختلفة والتي سبق الإشارة إليها . ويرجع
الفصل في ذلك إلى عالم الوراثة البيومترية
Biometrical Genetics كينيث ماذر Kenneth Mather (١٩٤٩ و ١٩٧١).

عندما تتوفر لدى الباحث سلاسل نقية يفترض أنها أصيلة لجينات كصفة ،
فإنه يمكن تقدير مكونات التباين المختلفة للصفة الكمية وذلك بتقدير التباين
في الآباء والأجيال التالية وكذلك أجيال التهجينات الرجعية . وتعتمد
هذه التقديرات على تحليل مكونات التباين التي يوفرها كل من هذه الأجيال

ولما كان الجيل الأول (F_1) الناتج من تهجين سلا لثنين قيمتين متماثلا وراثيا *genetically uniform*، فإنّ التباينات المظهرية لكل من الأبوين والجيل الأول يمكن استعمالها كتقديرات للتباين البيئى (والذي يفترض أنه التباين الوحيد فى هذه الأجيال). ولما كان من المتوقع أن تكون قيمة متوسط الجيل الأول (\bar{F}_1) فى المنتصف تماما بين قيم متوسطات الأبوين ، لو كانت التأثيرات الوراثية للجينات ذات طبيعىة تراكمية *additive* فإنّ الانحرافات عن متوسط الأبوين *mid-parent value* (\bar{MP}) تشير إلى وجود تأثيرات سيادة *dominance effects*.

وبين الرسم التخطيطى (الشكل ١-٦) هذه العلاقات لثلاثة طرز جينية لموقع وراثى واحد .



(شكل ١-٦) : العلاقات الكمية لثلاثة طرز جينية لموقع وراثى واحد .

وفى الضعيمات (*notations*) المقترحة تشمل

القيمة d الانحراف عن قيمة متوسط الأبوين (m) الناتج عن تأثير السيادة . وقد يكون تأثير السيادة إما ناحية الأب ذى القيمة العالية $b_2 b_2$ أو ناحية الأب ذى القيمة المنخفضة ($b_1 b_1$) . فإذا بدأنا من نقطة

متوسط الأبوين ولتكن النقطة m (الشكل ١-٦) وهي نقطة البداية الطبيعية لكل القياسات فإن التزايد أو التناقص في اتجاه أي من الأبوين الأصيلين يمثل قيمة تراكمية (additive increment) ويمرزلها بالقيمة a . وبناءً على ذلك نجد أن الفرق بين قيمة كل من الأبوين يساوي $(2a)$ ، فإذا كانت السيادة كاملة فإن $(d = a)$ ، وتكون القيمة المظهرية للطراز الجيني الخليط (heterozygote $b_1 b_2$) متطابقة مع القيمة المظهرية لـ $b_1 b_1$ أو $b_2 b_2$. ومن ثم يمكن حساب قيمة السيادة من المعادلة :

Degree of dominance = $\frac{d}{a} = 1$	درجة السيادة
---	--------------

(note : $m = \frac{1}{2} (b_1 b_1 + b_2 b_2)$)

وقد تكون القيمة a موجبة أو سالبة طبقاً لاتجاه تأثير الأليل السائد .
وهنا يفترض عدم وجود أي تأثير لآلية جيننا تأخر على الصفة تحت الدراسة .
أما إذا كانت السيادة غائبة ، فإن العلاقة بين هذين الأليلين b_1 و b_2 تكون تراكمية completely additive كلية ، وفي هذه الحالة نجد أن درجة السيادة تساوى صفرًا ، أي : $(d = 0)$.
وهنا نجد أن متوسط القيمة الكمية للتركيب الوراثي $(b_1 b_2)$ تقع تمامًا عند منتصف المسافة بين الأبوين mid-parents ، ومن ثم فإن قيمة additive effect $2a$ (+2) يمكن اعتبارها التأثير التراكمي

النتائج عن استبدال أحد الأليلين .

أما إذا كان للتركيب الوراثي الخليط ($b_1 b_2$) قيمة منحرفة عن النقطة (m) ، لكنها لا تصل إلى مستوى قيم أي من التركيبين الأصيلين $b_1 b_1$ أو $b_2 b_2$ ، ففي هذه الحالة نجد أن قيمة (d) تأخذ الاتجاه السالب أو الموجب ($\pm d$) ومعنى ذلك وجود درجة من السيادة غير التامة .

ما سبق يتضح إمكانية تقدير مدى التراكمية (a) additivity لتأثير الجينات المتحركة في الصفات الكمية من قياسات الانحراف عن متوسط الجيل الأول ($F_1: b_1 b_2$) لأي من الأبوين ، أو بتتصيف الفرق بين الأبوين . لكن في التهجينات الواقعية ، نجد أن أي صفة كمية تقع تحت السيطرة الوراثية لعدد كبير من المواقع الجينية . فإذا كانت قيمة متوسط الجيل الأول الناتج F_1 تنطبق تماما مع قيمة متوسط الأبوين (النقطة m في الشكل ٦ - ١) فلا يجب أن نعتبر ذلك دليلا قاطعا على التراكمية additivity ، بل ربما يكون ذلك نتيجة تأثيرات من السيادة لمواقع جينية مختلفة يُلغى بعضها البعض ، فعلى سبيل المثال من الممكن أن يكون للتركيب الوراثي ($b_1 b_2$) في الموقع الجيني الأول تأثير سائد في الاتجاه الموجب (+ direction) بينما يكون للتركيب الوراثي ($c_1 c_2$) في الموقع الجيني الثاني تأثير سائد في الاتجاه السالب (-direction) ، ومن ثم فالتأثير السائد لكل منهما قد يُلغى بعضه البعض ما يعطى عند التقدير الكمي صورة غير حقيقية لوجود أثر تراكمي لفعل الجينات تحت الدراسة . ولحل

هذه المشكلة اقترح عالم الوراثة البيومترية كيثير ماذر استعمال المصطلح "المحصلة السيادية للجينات Potence ratio of genes"

بدلا من درجة السيادة (Degree of dominance) • ومصطلح المحصلة السيادية يستعمل في حالة دراسة الجينات المتعددة polygenes والتي تتحكم في الصفة الكمية ، أما درجة السيادة فتستعمل فقط في حالة الصفة الكمية المحكومة بجين واحد فقط ، وهذا يندرج في معظم الاحيان ، لكن في هذه الحالة نجد أن درجة السيادة تنطبق مع المحصلة السيادية .

ومن الناحية النظرية - تتراوح قيمة المحصلة السيادية Pot. ratio ما بين صفر إلى ما نهاية • فإذا كان للمحصلة السيادية قيمة دل ذلك على وجود سيادة للجينات في نفس الاتجاه ، ولكن إذا كانت قيمة المحصلة السيادية صفرا ، فإن ذلك لا يعنى بالضرورة غياب السيادة •

وبناء على ما سبق يمكن تقدير مكوثات السيادة والتراكبية من تباينات الجيل الثانى وما ينبع من أجيال طبقا للطرق التى وضعها ماذر Mather (١٩٤٩ وما بعدها) •

فكما ذكر سابقا ، فإن التباين المظهري Phenotypic variance داخل السلالات النقية (مثلا $b_1 b_1$ و $b_2 b_2$) وكذلك داخل الجيل الأول الناتج بينهما ($b_1 b_2$) F_1 يكون بيئيا • ومن ثم فالتباينات المظهرية لسلالات الآباء النقية (v_{p_1} و v_{p_2}) ، وكذلك تباين الجيل الأول (v_{F_1}) تخدم في تقدير كمية التباين البيئى (v_E) ، وحيث أن انعزالات الجيل الثانى F_2 segregations هى :

فإذا فرضنا أن قيمة كل تركيب وراثي تحرف عن قيمة متوسط الأبوين (m)

mid - parent value كما هو موضح في النظام المشار إليه في الشكل

السابق ، عندئذ تكون القيمة المظهرية للجيل الثاني F_2 -value

كالآتي : F_2 -phenotypic value = $\frac{1}{4}(-a) + \frac{1}{2}(+d) + \frac{1}{4}(+a) = \frac{1}{2}d$

ومن ثم فإن ما يساهم به كل تركيب وراثي في التباين الكلي للصفة

هو مربع انحرافه عن قيمة متوسط الأبوين (m) مضروباً في تكراره

$f(x - \bar{x})^2$ عندئذ نجد أن التباين الكلي للجيل الثاني

total F_2 variance (جميعه وراثي في المثال الحالي) يكون :

$$\begin{aligned} V_{F_2} &= \frac{1}{4}(-a - \frac{1}{2}d)^2 + \frac{1}{2}(d - \frac{1}{2}d)^2 + \frac{1}{4}(a - \frac{1}{2}d)^2 \\ &= \frac{1}{4}(a^2 + ad + \frac{1}{4}d^2) + \frac{1}{2}(\frac{1}{4}d^2) + \frac{1}{4}(a^2 - ad + \frac{1}{4}d^2) \\ &= \frac{1}{2}a^2 + \frac{1}{4}d^2 \end{aligned}$$

فإذا رمزنا لـ a^2 بالرمز A ولـ d^2 بالرمز D

وللمكون البيئي V_E بالرمز E

نأنه يمكن وضع معادلة التباين المظهرى الكلي للجيل الثاني كالآتي :

$$(V_{F_2}) = \frac{1}{2}A + \frac{1}{4}D + E$$

حيث A و D و E تكون مثلة للتباينات التراكمية والسيادية

والبيئية على التوالي .

وبالمثل يمكن بيان أن التباين الكمي في عشيرة النسل الناتج من

التلقيح الرجعي (BC) للآب الأول $V_{B_1} = F_1 \times P_1$
 أو من التلقيح الرجعي للآب الثاني $V_{B_2} = F_1 \times P_2$ يساوي
 لكل منهما على حدة :

$$V_{B_1} = \frac{1}{4} A + \frac{1}{4} D + E$$

$$V_{B_2} = \frac{1}{4} A + \frac{1}{4} D + E$$

ولكليهما معا يساوي :

$$V_{B_1} + V_{B_2} = \frac{1}{2} A + \frac{1}{2} D + 2 E$$

ولحساب درجة السيادة (degree of dominance) أو المحصلة

السيادة (potence ratio) نستعمل المعادلة

$$\frac{d^2}{a^2} = \sqrt{\frac{D}{A}}$$

التالية :

ويمكن تلخيص مكوّنات التباين خلال الأجيال المتعاقبة لتلقيح كما

في الجدول (٦ - ٢) .

جدول (٦-٢) : مكونات التباين للقياسات الكمية في الأجيال المختلفة :

V_{P1}	=	E	تباين الأب الأول
V_{P2}	=	E	تباين الأب الثاني
V_{F1}	=	E	تباين الجيل الأول
V_{F2}	=	$\frac{1}{2} A + \frac{1}{4} D + E$	تباين الجيل الثاني
V_{B1}	=	$\frac{1}{4} A + \frac{1}{4} D + E$	تباين جيل التلقيح الرجعى للأب الأول
V_{B2}	=	$\frac{1}{4} A + \frac{1}{4} D + E$	تباين جيل التلقيح الرجعى للأب الثاني
$V_{B1} + V_{B2}$	=	$\frac{1}{2} A + \frac{1}{2} D + 2E$	تباين التلقيحين الرجعيين معا
عن سميت (١٩٣٩) .			

والمثال التلخيصي التالي يوضح كيفية حساب مكونات التباين لصفة

طول الزهرة في تهجينات بين نوعي الدخان *Nicotiana glauca* و *N. sandera* ولاستبعاد التأثيرات المتضاعفة multiplicative للجينات المتحركة في هذه الصفة الكمية ، استعمل الباحث لوفاريتسم القياسات الفردية المتحصل عليها (الجدول ٦-٣) .

جدول (٦-٣) : نتائج التهجين بين نوعين من الدخان يختلفان فى
طول الزهرة :

التباين	المتوسط	عدد الافراد	الأجيال
48	1292	47	$P_1 (N. sandera (S)$
32	37	62	$P_2 (N. langsdorffii (L.)$
46	742	38	$F_1 (S \times L)$
99	1045	24	$B_1 (F_1 \times S)$
72	1085	91	
90	317	159	$B_2 (F_1 + L)$
107	312	120	
125	568	139	$F_2 (F_1 + F_1)$
136	729	238	

ولاجراء التحليلات نتبع الخطوات التالية :

١ - التباين البيئي هو المكون الوحيد الموجود فى الآباء والجيل الأول ،

لذلك فإن هذا التباين يقدر من متوسط تباينات هذه الأجيال

$$\therefore E = (V_{P1} + V_{P2} + V_{F1}) / 3 = (48 + 32 + 46) / 3 = 42$$

٢ - لاستخراج التباين التراكمى additive variance والتباين
السيادى dom.variance نطرح قيمة E من تباين الجيل الثانى

$$: \sum (V_{B1} + V_{B2}) - 2E \text{ من مجموع } V_{F2} \text{ و } 2E$$

$$V_{F2} - E = \frac{1}{2} A + \frac{1}{4} D + E - E$$

$$= \frac{1}{2} A + \frac{1}{4} D = 130.5 - 42.0 = 88.5$$

$$(V_{B1} + V_{B2}) - 2E = \frac{1}{2} A + \frac{1}{2} D + 2E - 2E$$

$$= \frac{1}{2} A + \frac{1}{2} D = 184 - 84 = 100$$

٣ - يمكن بعد ذلك حل المعادلتين السابقتين مع بعضهما بضرب حدى

المعادلة الأولى فى ٢ وطرح واحدة من الأخرى :

$$\begin{array}{rcl} A + \frac{1}{2} D & = & 177.0 \\ \frac{1}{2} A + \frac{1}{2} D & = & 100.0 \\ \hline \frac{1}{2} A & = & 77.0 \end{array}$$

$$\therefore A = 2 \times \frac{1}{2} A = 154.0$$

وباحلال قيمة المكون التراكمى A فى أى معادلة من السابقتين يعطى

$$D = 46 \text{ قيمة}$$

٤ - لما كانت $D = d^2$ و $A = a^2$ ، كما سبق أن أضحنا ،
إذن درجة السيادة (أو المحصلة السيادة) تحسب كالآتي :

$$\frac{d}{a} = \sqrt{\frac{D}{A}} = \sqrt{\frac{46}{154}} = 0.55$$

ما سبق يلاحظ أنه توجد درجة من السيادة لكنها غير تامة ، مما
يتفق مع الملاحظة التي تتضح من مقارنة متوسط الجيل الأول (F_I)
(٧٤٢) وهو أكبر قليلاً من قيمة متوسط الأبوين $MP - value$ وهو
(٦٦٤.٥) . ومعرفه القيم D و A يمكننا حساب مكونات التباين
المنظري للجيل الثاني :

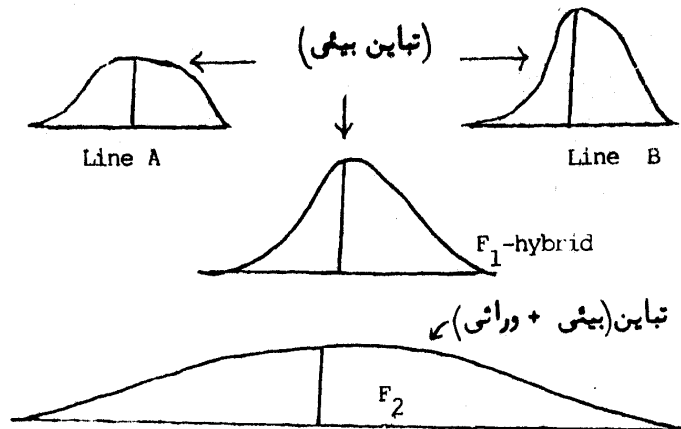
$$\begin{array}{rcl} V_A & = & \frac{1}{2} A = 77.0 \\ V_D & = & D = 11.5 \\ V_E & = & E = 42.0 \\ \hline V_P & = & 130.5 \end{array}$$

والمثال السابق لم يأخذ في الاعتبار التباين الناتج من التداخل بين
التركيب الوراثية والبيئة genotype-environment interactions أو بين
التداخلات اللا أليلية non-allelic interactions . ويمكن الرجوع
إلى مثل هذه التفاصيل في مراجع الوراثة الكمية وخاصة مراجع ماذر Mather
وهيمان Hayman وهالدين Haldane وكيمثورن Kempthorne .
طريقة التباين لتقدير عدد الجينات المتحركة في صفة كمية :

Variance method for estimating number of genes
controlling a quantitative character :

تتطلب هذه الطريقة عدة شروط سوف نعرضها فيما بعد .

عشيرة ما ، على سبيل المثال ، سلالة line أو قطع breed أو صنف
 variety ، سلالة نقية pure line أو تحت نوع subspecies
 إلخ يتكون من عدد من الأفراد غالبا ما تكون متشابهة فـ
 تكوينها الوراثى بالمقارنة بنوع ما species من الأنواع . ومن المعروف
 أنَّ التباين المظهري عادة ما يظهر فى مجموعة من الكائنات حتى لو كانت
 توائم صنية . وكل هذا التباين الموجود داخل السلالات النقية -
 من الواضح أنه ذو أصل بيئى . والتلقيحات بين سلالتين نقيتين تعطى
 جيلا أوليا F_1 يكون من الناحية الوراثية متماثلا فى كل الأفراد الذين
 يتكون منهم هذا الجيل . ومن ثمَّ فالتباين المظهري بين أفراد الجيل
 الأول F_1 غير وراثى ومن مصدر بيئى . وعند ما يتكون الجيل الثانى F_2
 فإنَّ التوافق الجينية يعاد ترتيبها فى توافق جديدة فى أفراد الجيل
 الثانى . ويترتب على ذلك أنَّ كمية التباين فى الجيل الثانى تكون أكبر
 بكثير جدا من الجيل الأول الذى نشأ منه والتباين المظهري الكلى فى
 الجيل الثانى يتكوّن من أصل بيئى وآخر وراثى .



وفى الصفات الكمية نجد أنَّ متوسط الصفة فى عشائر الجيل الأول والجيل الثانى تميل لأن تكون وسطاً بين متوسطى العشيرتين الأبويتين . وإذا فُرض عدم تغير فى الظروف البيئية من جيل للذى يليه ، عندئذ نجد أنَّ التباين البيئى environmental variation فى الجيل الثانى يجب أن يكون تقريباً مماثلاً لتباين الجيل الأول . وفى هذه الحالة فالزيادة فى كمية التباين المظهرى الكلى فى الجيل الثانى تعزى فى هذه الحالة إلى أسباب وراثية .

وبناءً على ذلك فإنَّ التباين الوراثى (σ^2_{GF2}) للجيل الثانى يساوى التباين الكلى للجيل الثانى (σ^2_{PF2}) مطروحاً منه التباين المظهرى للجيل الأول (σ^2_{PF1}) كما يتضح من المعادلة التالية :

$$\sigma^2_{GF2} - \sigma^2_{PF1}$$

ويمكن التعبير عن التباين الوراثى للجيل الثانى بالمعادلة التالية :

$$\sigma^2_{GF2} = (a_1 N)$$

حيث a = مدى مساهمة كل أليل فعَّال

و N = عدد أزواج الجينات المتحركة فى الصفة الكمية تحت الدراسة .

يمكن تقدير قيمة a من المعادلة : $a = D / 2 N$

حيث D = الفرق بين متوسطى الأبوين .

وبإحلال هذه القيم لتقدير قيمة a نجد الآتى :

$$\sigma^2_{PF2} - \sigma^2_{PF1} = \sigma^2_{GF2} = a^2 N / 2 = D^2 / 8 N$$

ومنها نجد أن :

$$N = \frac{D^2}{8(\sigma_{PF_2}^2 - \sigma_{PF_1}^2)}$$

والمعادلة السابقة من البساطة بمكان ، حيث يُفترض لا مكان تطبيقها الشروط التالية :

- ١ - أن تساهم كل الجينات بطريقة تراكمية ويُعَيَّن متساوية في مظهر الصفة .
 - ٢ - عدم وجود ارتباط بين الجينات .
 - ٣ - عدم وجود أثر للسيادة .
 - ٤ - عدم وجود تداخل بين الجينات المتحركة في الصفة .
- وبالرغم من ذلك فقد أمكن لعلماء الوراثة وضع معادلات أكثر تعقيدا تأخذ في الاعتبار إمكانية الوصول لعدد الجينات المؤثرة في الصفة الكمية تحت الشروط السابقة كلها أو بعضها .

طُرُزُ فعل الجين في الصفات الكمية : Types of Gene Action

قد تتداخل الاليلات مع بعضها بطرق متعددة لتكوين التباين في تعبيراتها المظهرية والنماذج التالية قد تساعد في تفهم النماذج المختلفة لفعل الجين :

(١) في حالة غياب السيادة ، أي الجينات الاضافية التراكمية الأثر :
Additive gene action

هذا النوع من فعل الجين هو الطراز النموذجي كما يتضح من الرسم ،

حيث يفترض أن كل أليل A_1 لا يساهم بأي شيء في مظهر الصفة (أليل خامل inactive allele) ، بينما الأليل A_2 يساهم بوحدة قياسية واحدة في مظهر الصفة (أليل نشط active allele) :

مقياس scale 0 1 2

التركيب الوراثي $A_1 A_1$ $A_1 A_2$ $A_2 A_2$

(٢) في حالة السيادة الجزئية أو غير التامة يكون الخليط $A_1 A_2$ غالباً ذا قيمة أقل من الأصيل :

مقياس القيمة المظهرية 0 1 2

التركيب الوراثي $A_1 A_1$ $A_1 A_2$ $A_2 A_2$

(٣) في حالة السيادة التامة تنتج قيم مظهرية متطابقة بواسطة الخليط والأصيل :

مقياس القيمة المظهرية للصفة 0 1 2

التركيب الوراثي $A_1 A_1$ $A_1 A_2$ $A_1 A_2$ $A_2 A_2$

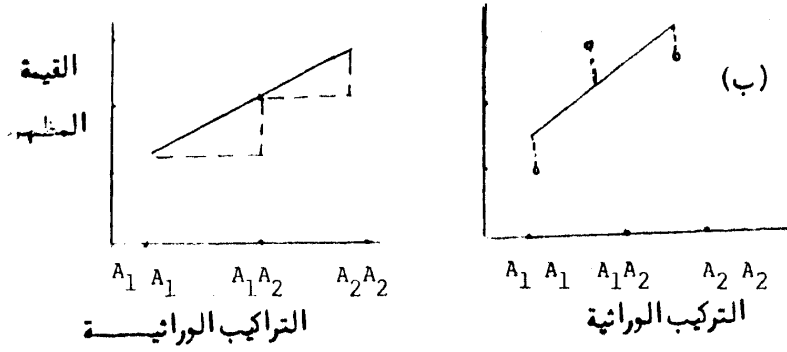
(٤) في حالة السيادة الغائقة Overdominance يكون الخليط أكثر قيمة من كل من التركيبين الوراثيين الأصليين :

مقياس القيمة المظهرية للصفة 0 1 2 2.5

التركيب الوراثي $A_1 A_1$ $A_2 A_2$ $A_1 A_2$

ما سبق يلاحظ أنه لو كان التداخل الاليلي allelic interaction

ذات طبيعة إضافية كلية completely additive فإنه بتوزيع قيم التراكيب وكما يتضح من الرسم البياني (أ) نجد أن قيمة ثابتة قدرها (i) تضاف لقيمة (مظهر) الصفة لكل اليل A_2 في التركيب الوراثي .



(أ) الأثر الإضافي للجين

Additive gene action

(ب) الأثر السيادة للجين

Dominance gene action

وحتى لو كانت السيادة التامة مؤثرة operative فإن جزاً من المكون الإضافي additive component مازال موجوداً (أنظر الخط الكامل في الرسم البياني (ب)، والانحرافات عن النظام الإضافي (التراكبي) additive system) الخطوط المتقطعة في الشكل (ب) والتي تعزى لمعدّل من هذه الجينات ذات السيادة الجزئية أو التامة يمكن تقديرها من التجارب ذات التصميم المناسب . والمساهمات الوراثية من مثل هذه التأثيرات تظهر ضمن المكون السيادة dominance component للتباين (σ^2_D) .

وبطريقة أكثر تعقيدا نجد أنَّ الانحرافات عن النظام الإضافي يمكن بيان تواجدها نتيجة للتداخلات interactions بين فعل الجينات لمواقع وراثية مختلفة - وتسمى علاقات التفوق Epistasis أو التداخلات اللاأليلية Non-allelic interactions

والمساهمة الناتجة من هذه العناصر الوراثية بالنسبة للتباين الوراثي الكلي total genetic variance يمكن تجزئتها إلى ما يسمى بالمكون التفاعلي (σ^2_{I}) Epistatic or interaction variance ، ومجموع تأثيرات الجين الإضافية الناتجة بواسطة الجينات عديدة السيادة (الجينات الإضافية additive genes) وبواسطة التأثير الإضافي للجينات ذات السيادة أو ذات التأثير التفاعلي تظهر ضمن المكون الإضافي للتباين الوراثي. additive component of genetic var. ما سبق يمكن تجزئة التباين الوراثي الكلي إلى ٣ أجزاء طبقا للمعادلة

التالية :

$$\sigma^2_G = \sigma^2_A + \sigma^2_D + \sigma^2_I$$

التباين الوراثي الكلي = التباين الإضافي + التباين السياتي + التباين التداخلي كما سبق أن أوضحنا .

الفعل الإضافي والفعل المتضاعف للجين :

يُعطي الفعل الإضافي للجين متتالية عددية arithmetic series من القيم المظهرية للصفة مثل ٢ ٤ ٦ ٨ ١٠ ١٢ إلخ وهذه تمثل مساهمات ل ١ ٢ ٣ ٤ ٥ ٦ إلخ من الآليات الفعالة على التوالي

وصيل فعل الجين الإضافي لتكوين توزيع تكرارى طبيعى للصفات المظهرية

للصفة normal phenotypic distribution ذات متوسط mean

للجيل الأول F_1 يكون وسطا بين متوسطى العشيرتين الأبويتين .

وبالرغم من ذلك فليست كل الجينات تؤثر بطريقة إضافية فتوجد بعض

الجينات يكون فعلها متضاعفا Multiplicative مكونة بذلك

متتالية هندسية geometric series مثل ١٦ ، ٨ ، ٤ ، ٢

٠٠٠٠ الخ تمثل مسا هـ ١ ، ٢ ، ٣ ، ٤ ، ٠٠٠ إلخ

من الآليات الفعالة على التوالى .

والصفات الكمية المحكومة بتأثيرات جينات متضاعفة تميل لتكوين توزيعات

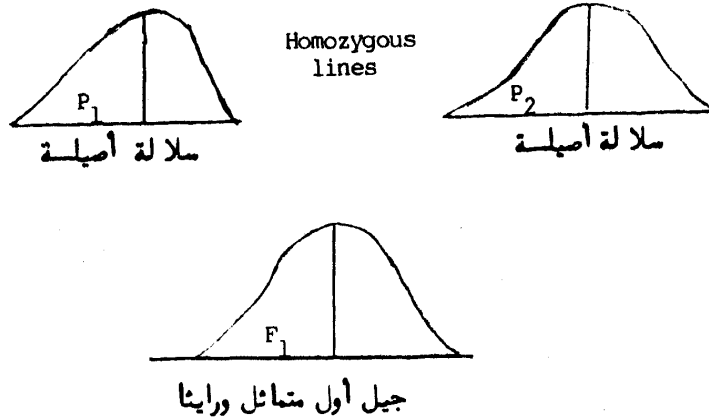
تكرارية منحرفة skewed غير متناظرة asymmetrical كما يتضح

من منحنى الجيل الثانى F_2 فى الشكل التالى . وتكون متوسطات الجيل

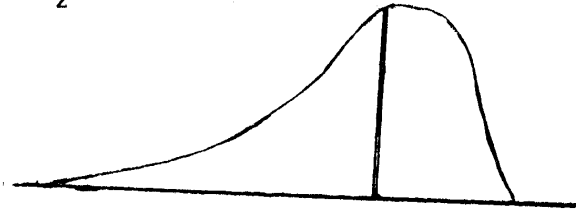
الأول F_1 والجيل الثانى F_2 أقرب لمتوسط أحد الأبوين - وذلك

لأن المتوسط الهندسى geometric mean لعدددين هو الجذر التربيعى

لناتج ضربهما .



عشيرة جيل ثانى منعزلة
segregating F_2



شكل (٢-٦) : رسم يبين فعل الجين المتضاعف
Multiplicative gene action.

أمثلة :

(١) المتوسط الهندسى للقيم ٨٠٢ فى المتوالية الهندسية ٨٠٤، ٢
والتي تتزايد بمعامل تضاعف قدره ٢ هو $\sqrt{8 \times 2} = 4$ ، بينما
المتوسط الحسابى للقيم ٨٠٢ = $\frac{8+2}{2} = 5$.

(ب) المتوسط الهندسى للقيم ١٢ و ٢٧ هو $\sqrt{12 \times 27} = 18$ وهذا
يكون متوالية هندسية ١٢، ١٨، ٢٧، إلخ تتزايد بمعامل
تضاعف قدره ١.٥. بينما المتوسط الحسابى للقيم ١٢ و ٢٧ هو
 $\frac{(12 + 27)}{2} = 19.5$.

فإذا كان لدينا توزيع تكرارى منحرف skewed distribution لصفة
كمية فى عشيرة انعزالية (مثلا F_2) - وأمكن تحويل هذا التوزيع إلى توزيع
طبيعى بمقياس لوغاريتمى log. scale فان ذلك يعتبر دليلا على

أنّ الجينات المؤثرة في الصفة تكون ذات طبيعة تضاعفية multiplicative

مثال : لو أن المتوالية الهندسية ١ ، ١٠ ، ١٠٠ ، ١٠٠٠ ، ١٠٠٠٠ الخ

(تتزايد بمعامل تضاعفى قدره ١٠) قد حوّلت إلى لوغاريتمات هفاننا
نحصل على المتوالية العددية arithmetic series صفرا ١٠ ، ٢٠ ، ٣٠ ،
(والتي تتزايا بمعامل إضافى قدره وحدة واحدة)

إنّ التباين variance والمتوسط mean دالتان مستقلتان فى
التوزيع التكرارى الطبيعى - بمعنى أنه : لو أن متوسط العشيرة قد
زاد فإننا لا يمكن أن نتوقع مقدما إلى أى درجة سوف يزيد التباين .
أما فى حالة فعل الجين التضاعفى multiplicative effect فإنّ التباين
variance للصفة الكمية يعتمد على المتوسط mean لذلك إذا
تزايد المتوسط فإنّ التباين يتزايد بعلاقة طردية . وبناءً على ذلك
فإنّ معاملات الاختلاف Coefficients of variation - فى الأجيال
الانحرالية تبقى ثابتة .

الباب السابع

المكافئ الوراثي وطرق الانتخاب للصفات الكمية

Heritability and Methods of Selection for Quantitative Characters

مقدمة :

يعتبر المكافئ الوراثي لأي صفة كمية metric trait من أهم خصائص هذه الصفة . فهو يعبر عن النسبة من التباين الكلي للصفة الذي يُعزى لمتوسط تأثير الجينات عليها ، وهذا هو الذي يحدد درجة التشابه بين الأقارب resemblance between relatives ، لكن ترجع أهمية المكافئ الوراثي للصفات الكمية إلى دوره في التنبؤ بأهمية القيمة المظهرية للصفة phenotypic value كدليل على قيمتها التربوية Breeding value ومن المعروف أنّ القيم المظهرية لصفات الأفراد هي التي يمكن قياسها مباشرة ، لكن القيم التربوية هي التي تحدد تأثير هؤلاء الأفراد في الجيل التالي . لذلك إذا اختار المربي أو الباحث أفراداً لتكون آباء طبقاً لقيمها المظهرية ، فإنّ نجاحه في تغيير خصائص العشيرة يمكن التنبؤ به فقط من خلال معرفة درجة التوافق بين القيم المظهرية والقيم التربوية . وتقاس درجة التوافق هذه بالمكافئ الوراثي (h^2) Heritability كما يتضح من الاعتبارات التالية .

تعريف المكافئ الوراثي : Heritability

يُرمز عادةً للمكافئ الوراثي بالرمز (h^2) ولا يعني ذلك مربعه .

وقد وضع هذا الرمز سيوال رايت Sewal Wright عام ١٩٢١ ، حيث h^2 تعنى النسبة المقلابة للا نحرافات القياسفة للصفة . وىوجد تعريفان للمكافئ الورائى هما :

١ - المكافئ الورائى العام Broad heritability : وهو الجزء

من التباين المظهرى الكلى الذى يعزى لتأثير الجينات الكلى (تراكمى سيادى - تداخلى) ، ويعبر عنه بالمعادلة التالية :

$$h^2_B = \frac{V_G}{V_P} = \frac{V_A + V_D + V_I}{V_P}$$

كنسبة مئوية أو فى صورة كسر عشرى من الواحد الصحيح . أو تكون قيمة هذا المكافئ ١٠٠ ٪ (أو واحد صحيح) فى حالة عدم وجود أى تباين بيئى . وكلما زادت قيمة التباين البيئى تقل قيمة المكافئ الورائى حتى تنعدم وتصبح القيمة صفرا عندما لا يوجد أى تباين وراثى .

٢ - المكافئ الورائى المحدود Narrow heritability : وهو

الجزء من التباين الورائى الذى يعزى لتأثير الجينات التراكمى additive - منسوبا إلى التباين الكلى للصفة ، ويعبر عنه بالمعادلة التالية

$$h^2_N = \frac{V_A}{V_P}$$

ولما كان التحسين الورائى للصفات الكمية عن طريق الانتخاب هو الهدف الأساسى لكل من تربية الحيوان وتربية النبات فإن الانتخاب

الموتر effective selection للأفراد المتفوقة وراثيا يتطلب
شرطين هامين :

- ١ - توفر أكبر كمية مناسبة من التباين الوراثى وأقل كمية ممكنة من التباين البيئى للصفة .
 - ٢ - أن تكون قيمة المكافئ الوراثى (h^2) للصفة وبالذات المكافئ الوراثى المحدود (h^2_N) مرتفعة نسبيا .
- وبالنسبة لمرعى النباتات والحيوانات تتنقل قيم المكافئ الوراثى أهمية خاصة لأنها تشير إلى أن الآباء المنتخبين والحاملين لصفات قياسية معينة سوف يعطون نسلا من نفس الفينوتايب . ومن ثم فالتنبؤ بالتحسين الانتخابى يعتمد بدرجة كبيرة على التقييم الدقيق للمكافئ الوراثى للصفة . وكما يتضح من الجدول (١-٧) قد تختلف قيم المكافئات الوراثية للصفات المختلفة فى نفس الكائن وأيضا لنفس الصفة فى كائنات مختلفة (وحتى لنفس الصفة فى عشائر مختلفة لنفس الكائن) .
- جدول (١-٧) بيان عن تقديرات المكافئ الوراثى (كنسبة مئوية) لبعض الصفات المختلفة فى مجموعة من عشائر الكائنات الحية .

النوع والصفة	المكافئ الوراثى (%)
الابقار : Cattle	
الوزن عند الولادة (أنجس Angus)	٤٩
طول فترة الحمل (" ")	٣٥
كمية إنتاج اللبن (إيرشاير Ayrshire)	٤٣
معدل الحمل (هولشتاين Holstein)	٣
التبهم الأبيض (الفريزيان Friesian)	٩٥

تابع جدول (١-٢) :

النوع والصفة	المكافئ الوراثي (%)
<u>الغنم : Sheep</u>	
الوزن عند الولادة (شروب شاير Shropshire)	٣٣
وزن الصوف النقي (المرينو عمر ٢٢ شهرا Merrino)	٤٧
طول وبر الصوف (رامبوايه ١٤ شهرا Rambouillet)	٣٦
تعدد الحمل (شروب شاير Shropshire)	٤
<u>الدجاج : Fowel</u>	
وزن الجسم (البلايموث روك ٨ أسابيع)	٣١
إنتاج البيض (لوجهورن أبيض)	٢١
وزن البيضة (" ")	٦٠
القابلية للنفس Hatchability	١٦
<u>الفئران : Mice</u>	
طول الذيل (٦ أسابيع)	٤٠
وزن الجسم (٦ أسابيع)	٣٥
<u>الدروسوفلا ميلا نوجاستر : D. melanogaster</u>	
عدد الشعرات البطنية	٥٢
طول القفص الصدرى	٤٧
طول الجناح	٤٥
إنتاج البيض	١٨

طرق تقدير المكافئ الوراثي Methods of Estimating Heritability

يمكن تقدير المكافئ الوراثي لصفة كمية ما بعدة طرق نوجزها فيما يلي :

أولا : يمكن بطريقة سهلة حساب قيمة المكافئ الوراثي (h^2)

من قيم مكونات التباين المتحصل عليها من الجيل الثاني :

$$h^2_B = \frac{\frac{1}{2}A + \frac{1}{4}D}{V_{F_2}} \quad \text{و} \quad h^2_N = \frac{\frac{1}{2}A}{V_{F_2}}$$

ثانيا : من التشابه الوراثي بين الأقارب :

لو كانت القيم المظهرية لنسل ما دائما وسطاً intermediate تماما بين قيم الأبوين ، بغض النظر عن الظروف البيئية ، عندئذ فتمثل هذه الصفات الكمية يكون لها مكافئ وراثي محدود (h^2_N) قيمته واحداً . ومن ناحية أخرى ، لو كانت القيم المظهرية للأبوين (أو القيم المظهرية للأفراد ذوي القرى الكبيرة close relatives) لا يمكن استعملها للتنبؤ (بأي درجة من الدقة) بالقيم المظهرية للنسل (أو الأقارب الأخر) عندئذ مثل هذه الصفات الكمية - يكون لها مكافئات وراثية منخفضة جدا (قد تصل إلى الصفر) .

١ - تقدير المكافئ الوراثي من تحليل الانحدار : (Regression)

معامل الانحدار (b) Regression coefficient هو اصطلاح

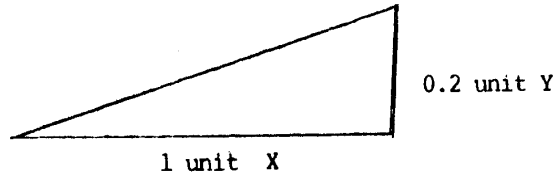
يحبر عن كمية التغير (في المتوسط) لتغير ما وليكن (Y) المتوقعة

لكل وحدة تغير في متغير آخر وليكن (x) ومن الناحية الاحصائية يمكن حساب معامل الانحدار (b) من المعادلة التالية :

$$b = \frac{\sum_{i=1}^n (X_i - \bar{X})(Y_i - \bar{Y})}{\sum_{i=1}^n (X_i - \bar{X})^2} = \frac{\sum XY - (\sum X \sum Y)/n}{\sum X^2 - (\sum X)^2/n}$$

مثال : لو أنه لكل بيضة توضع بواسطة مجموعة من الدجاج (x)

كان متوسط الانتاج لانسائها من الاناث هو ٢ ر . عندئذ نجد أن خط الانحدار Regression line لـ Y على X يكون له انحدار كالاتي :



$$\therefore b = \frac{Y}{X} = \frac{0.2}{1.0} = 0.2$$

ومعادلة خط الانحدار regression line للمتغير Y على المتغير X

هي :

$$a = \bar{Y} - b\bar{X}$$

حيث a هي " Y - intercept " (وهي نقطة التقاء خط الانحدار على المحور Y) ، \bar{X} و \bar{Y} هي متوسطات المتغيرين . وأيضا يمكن لخط الانحدار أن يمر خلال النقطة \bar{X} و \bar{Y} . وعند تحديد كلتا

النقطتين فإنه يمكن رسم خط الانحدار . وبناءً على ذلك ، فإنَّ أيَّ قيمة لـ x يمكن أن تستعمل للتنبؤ بالقيمة المقابلة لها لـ y ، فمثلا القيمة \hat{y} (المتوقعة) = قيمة y من x ، عندئذ نجد أن :

$$\hat{y} = a + bx \text{ (معادلة الخط المستقيم)}$$

ولما كانت البنات daughters تأخذن فقط نصف جيناتها من كلٍّ من الأبوين - عندئذ نجد أن انحدار البنت على الأم (وهو ما يسمى daughter - dam regression) يقدر فقط بـ $\frac{1}{2}$ قيمة المكافئ الوراثي المحدود h^2 لصفة ما .

(مثلا : إنتاج البيض في الدجاج) : لو كان تباين variance كل من المشيرتين (عشيرة البنات وعشيرة الأمهات) متساويان في القيمة $(s_x = s_y)$ عندئذ نجد أن :

$$h^2 = 2 b \text{ (daughter-dam)} \quad \dots\dots\dots (1)$$

وبالمثل فإنَّ انحدار النسل على متوسط أبويه (mid-parent) هو أيضا تقدير للمكافئ الوراثي :

$$h^2 = b \text{ (offspring-midparent)} \quad \dots\dots\dots (2)$$

وكذلك الأخوة الأقفاء (Full sibs) والذين لهم نفس الآباء يتوقع أن يشتركوا في التشابه في ٥٠% من جيناتهم ، والأخوة نصف الأقفاء half-sibs يشتركوا في التشابه في ٢٥% من جيناتهم ، لذلك

تقديرات المكافئ الوراثي تكون كالآتي :

$$h^2 = 2b_{\text{(full sibs)}} \dots (3)$$

$$h^2 = 4b_{\text{(half-sibs)}} \dots (4)$$

وبين الجدول (٧-٢) بعض الطرق المستخدم فيها التباين المشترك المظهري phenotypic covariance أو معامل الانحدار أو علاقة التلازم الوراثي genetic correlation لتقدير المكافئ الوراثي .

جدول (٧-١) : بعض طرق تقدير المكافئ الوراثي من قياسات التباين المشترك أو من قياسات التلازم .

Relatives	Covariance	Regression (b) or correlation (t)
Offspring and one parent	$\frac{1}{2} V_A$	$b = \frac{1}{2} h^2$
Offspring and midparent	$\frac{1}{2} V_A$	$b = h^2$
Half - sibs	$\frac{1}{4} V_A$	$t = \frac{1}{4} h^2$
Full sibs	$\frac{1}{4} V_A + \frac{1}{4} V_D + V_{Ec}$	$t \gg \frac{1}{4} h^2$

طرق الانتخاب للصفات الكمية

Selection Methods For Quantitative Traits

يُعمل الانتخاب الاصطناعي artificial selection عندما يُحدد المرء أي الأفراد في العشيرة سوف يسمح لها بتكوين نسل (وأيضاً

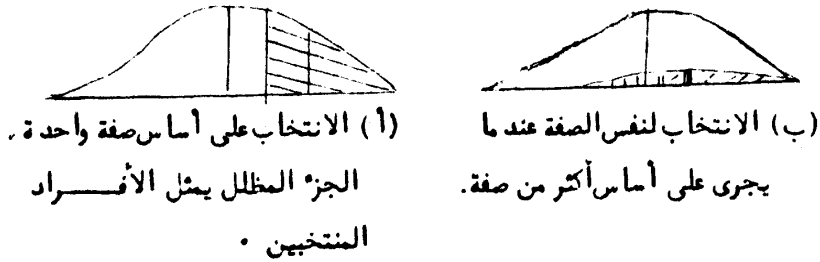
عدد هذا النسل (والمثل يسمح الانتخاب الطبيعي N.selection
بالتكاثر للأفراد ذوي الصفات المتوائمة مع البيئة السائدة في العشيرة .
وهناك طرق عديدة يجرى بها الانتخاب الاصطناعي .

١ - الانتخاب الجماعي : Mass Selection

لو كان المكافئ الوراثي heritability لصفة ما عالى القيمة
فإن معظم النباين المظهرى phenotypic variability للصفة يعزى للمكون
الوراثي . ومن ثم فإن المربي يكون قادرا على احداث تحسين في الصفة
بواسطة الانتخاب لمجموعة الأفراد المتفوقة مظهريا - وذلك لأن التلازم بين
النسل والاباء offspring - parent correlation يكون غالبا . وهذا
يسمى بالانتخاب الجماعي Mass Selection . ولكنه في الحقيقة
مبنى على أساس مظهر الأفراد . وكلما تناقصت قيمة المكافئ الوراثي
 h^2 لصفة ما كلما تناقص التحسن في القيمة الوراثية للسلالة المنتخبة .
وعليا نادرا ما يجرى الانتخاب على أساس صفة واحدة فقط . وعادة يرغب
المربون breeders في ممارسة الانتخاب على أساس عدة خصائص
في آن واحد . وبالرغم من ذلك فكلما كان الانتخاب لصفات أكثر كلما كان
" الضغط الانتخابي " "Selection pressure" ، والذي يجرى على كل صفة
لوحدها أقل تأثيرا . ويجب أن يحدد الانتخاب لصفتين أو ثلاث صفات
يرى المربي أنها أكثر الصفات أهمية من الناحية الاقتصادية . ومن المحتمل
أن الأفراد المنتخبين لصفة ما (ولتكن A) ذات قيمة عالية ، سوف
يكونوا متوسطين أو ضعفاء لصفة أخرى (ولتكن B) ما لم تكن الصفتان

لهما معامل تلازم وراثي موجب ، بمعنى أن بعض الجينات التي تزيد من قيمة الصفة A تكون إيجابية المساهمة في قيمة الصفة B . وبناءً على ذلك يجب على المربي أن يوائم بين الصفات المختلفة عند ممارسة الانتخاب .

والنموذج المستعمل لتوضيح الاستجابة الوراثية genetic gain للانتخاب عند ما يكون الأفراد المنتخبون لهم قيمة أعلى من الحد الأدنى لصفة واحدة - يجب أن يحوّر ليناسب الوضع الذي يبتنى عليه الانتخاب لصفتين أو أكثر ، كما يتضح من الرسم التالي :



وفي حالة انتخاب حيوانات التربية على أساس قيمة جماعية "Total merit" يُفَضَّل قَصْر قيم المظهر على الصفات الهامة والتي يعبّر عنها بقيمة واحدة تسمى " دليل الانتخاب Selection Index " . وقيمة الدليل نفسه لا معنى لها ، لكنه مهم في مقارنة عدة أفراد على أساس نسبي . والطرق المستعملة في تكوين دليل انتخابي متنوعة لكنها تأخذ في الاعتبار - عادة - المكافئ الوراثي h^2 والقيمة الاقتصادية النسبية لكل صفة ، بالإضافة إلى التلازمات correlations الوراثية والمظهرية

بين الصفات . فدليل ما (I) لثلاث صفات قد يكون له المعادلة التالية :

$$I = aA' + bB' + cC'$$

حيث a و b و c هي معاملات تصحيح للمكافئ الوراثي النسبي وللأهمية الاقتصادية النسبية للصفات A و B و C على التوالي. و A' و B' و C' هي القيم العددية للصفات A و B و C مُعَبَّرًا عنها في صورة نموذجية . ويمكن حساب المتغير النموذجي لصفة ما (X')

من المعادلة التالية : Standardized variable

$$X' = \frac{X - \bar{X}}{\sigma_X}$$

حيث X هي قيمة الصفة لفرد ما - \bar{X} متوسط قيمة الصفة على مستوى العشرة، والرمز (σ_X) هو الانحراف القياسي للصفة. وعند مقارنة صفات مختلفة - يواجه المرء بالحقيقة التي هي أن المتوسط mean والتباين لكل صفة مختلف عن الأخرى . كما أن معظم الصفات مختلفة في وحداتها القياسية .

مثال :

دليل انتخابي Selection index في الدجاج قد يستعمل الصفات التالية عند إجراء الانتخاب .

- إنتاج البيض Egg production (مُعَبَّرًا عنه بعدد البيض في موسم وضع البيض) .
- مواسفات البهضة Egg quality (مُعَبَّرًا عنه بدرجات البيض ... و C و B و A) .

- حجم البيضة Egg size (مُعَبَّرٌ عَنْهُ بِوزْنِ الْبَيْضَةِ) .
والمُتَغَيِّرُ الْقِيَاسِي (او النموذجي) Standardized variable هو
رقم مطلق a pure number (وهو مُسْتَقِلٌّ عَنْ وَحْدَاتِ الْقِيَاسِ
المُسْتَعْمَلَةِ) ، مَبْنِيٌّ عَلَى الْمَوَسُوطِ وَالْانْحِرَافِ الْقِيَاسِيِّ لِلصِّفَةِ .
ومن ثَمَّ فَإِنَّ أَيْ تَسْجِيلَ إِنتَاجِي Production record لصفة ذات طبيعة
كمية يمكن أن يُضَافَ إِلَى تَسْجِيلِ صِفَةٍ أَوْ صِفَاتٍ كَمِيَّةٍ أُخْرَى - لَوْ عُبِّرَ
عَنْهَا فِي صُورَةٍ نُمُوذَجِيَّةٍ وَذَلِكَ لِاسْتِخْرَاجِ مُعَامِلِ انْتِخَابِي Selection index
عند مُارَسَةِ الْإِنْتِخَابِ الْجَمَاعِيِّ .

٢ - الْإِنْتِخَابُ عَلَى مُسْتَوَى الْعَائِلَةِ : Family Selection

عند ما يكون كل من المكافئ الوراثي العام والمكافئ الوراثي المحدود
لصفة ما منخفضين ، فَإِنَّ التَّبَايِينَ الْبَيْئِيَّ يكون عَالِيَا بِمُقَارَنَتِهِ بِالتَّبَايِينِ
الْوَرَاثِيِّ لِلصِّفَةِ . وَكُونَ الْإِنْتِخَابِ لِلْعَائِلَةِ مُفِيدًا جَدًّا عِنْدَ مَا تَكُونُ
المُكَافَأَاتُ الْوَرَاثِيَّةُ لِلصِّفَةِ مُنْخَفِضَةً ، وَكُونَ أَفْرَادُ الْعَائِلَةِ مُشَابِهِينَ
بَعْضُهُمْ لِبَعْضٍ وَذَلِكَ بِسَبَبِ قُرَابَتِهِمُ الْوَرَاثِيَّةَ لِبَعْضِهِمْ . وَعَادَةً يَكُونُ مِنَ
الْأَفْضَلِ - أَوَّلًا - تَقْلِيلُ التَّبَايِينِ الْبَيْئِيِّ كُلَّمَا أُمِكنَ وَذَلِكَ بِتَفْهِيمِ أُسْلُوبِ
الْمُعَامَلَاتِ الزَّرَاعِيَّةِ وَالرَّعَايَةِ الْحَيَوَانِيَّةِ قَبْلَ الْإِبْتِدَاءِ فِي أَيْ بَرْنَامِجٍ
لِلْإِنْتِخَابِ . وَهَنَّاكَ طَرِيقَةٌ أُخْرَى لِتَقْلِيلِ كَمِيَّةِ التَّبَايِينِ الْبَيْئِيِّ فَهِيَ
الْعَشِيرَةُ ، وَهِيَ الْإِحْتِفَاطُ بِكُلِّ أَفْرَادِ الْعَائِلَاتِ (النَّبَاتِيَّةِ أَوِ الْحَيَوَانِيَّةِ)
وَالَّتِي لَهَا مُتَوَسُطُ قِيَمٍ مُظْهِرِيَّةٍ أَعْلَى مَا يُمْكِنُ - حَتَّى وَإِنْ كَانَ ضَمْنِ
أَفْرَادِ بَعْضِ هَذِهِ الْعَائِلَاتِ مِنْ لَهِمْ قِيَمٍ مُظْهِرِيَّةٍ مُنْخَفِضَةٍ نَسْبِيًّا . وَمِنْ

الناحية العملية يمكن استعمال أكثر من طريقة للانتخاب في وقت واحد،
فمثلاً يمكن اختيار ال ٥٠٪ الأعلى من العائلات التي تظهر أعلى
متوسطات كمية للصفة .

يمكن الانتخاب للعائلة أكثر فائدة عندما ما يكون لأفراد عائلة ما
متوسط قرابة وراثية عالٍ ولكن درجة تشابه منخفضة . فإذا كانت التريسة
الداخلية Inbreeding تزيد من القرابة الوراثية داخل عائلة ما
أكثر مما تزيد في درجة التشابه الوراثي فإن الاستجابة للانتخاب = selec-
tion gain تكون أعلى نسبياً إذا أُعطِيَ بعض الاهتمام لمتوسطات
العائلات .

٣ - الانتخاب للنسب : Pedigree Selection

في هذه الطريقة يوجه الاهتمام إلى صفات الأسلاف Ancestors
ونادراً ما يُعطى وزن كبير لطريقة الانتخاب للنسب مثلما يعطى وزن
لصفات الفرد المنتخب إلا إذا كان للصفات المنتخب لها قيم مكافئات
وراثية high heritabilities عالية وأن صفات الآباء والأجداد
أفضل كثيراً من صفات الفرد المراد انتخابه . وتتوقف قيمة الانتخاب
لنسب Pedigree Selection على عدة عوامل :

- ١ - درجة قرابة الفرد من النسل لأسلافه .
- ٢ - كم عدد الأسلاف وتوابعهم وما هي بيانات الصفة المتحصل عليها .

- ٣ - مدى معرفة المربي بصفات هو "لا" الأسلاف .
- ٤ - قيمة المكافئ* الوراثي للصفات المراد الانتخاب لها .
- ٤ - طريقة اختبار النسل : Progeny Test

إختبار النسل هي طريقة لتقدير القيمة التربوية Breeding value لحيوان ما (أو فرد من أي نوع من الكائنات) وذلك من مظهر نسله . وأكثر استعمالات هذه الطريقة تنحصر في حالة الصفات التي لها الخصائص التالية :

- أ - الصفات التي يمكن التعبير عنها فقط في جنس واحد (مثلا تقدير الجينات المتحركة في إنتاج اللبن التي يحملها عجل Bull ما) .
- ب - الصفات التي لا يمكن تقديرها إلا بعد ذبح الحيوان (الصفات الهيكلية Carcass Traits) .

ج - الصفات ذات المكافئ* الوراثي المنخفض نسبيا ، حيث يكون الانتخاب على مستوى الفرد Individual selection عرضة لعدم الدقة . ولا يمكن ممارسة الانتخاب بطريقة اختبار النسل إلا بعد الوصول إلى مرحلة النضج الجنسي Sexual maturity . ولكن يختبر النسل لذكور ما ، يجب أن يُلَقَّح هذا الذكر عدة إناث . ولو كانت النسبة في قطيع ما هي النسبة ١ : ١ ، فمن الواضح أن كل ذكر في القطيع

لا يمكن اختياره . ومن ثم فالذكور المراد اختبار نسلها يجب أن يكون قد تم انتخابها على أساس مواصفات أخوى من فترة حياتها الأولى . وكلما كان النسل الناتج من كل ذكر أكثر عددا كلما كان تقدير قيمته التربوية Breeding value أكثر دقة، ولكن ذلك ربما يكون سببا في قلة عدد الذكور المختبرة . وإذا أمكن زيادة عدد الحيوانات المختبرة كلما أمكن للمربي أن يتأكد من أنه يحتفظ بأحسن الأصول الوراثية للاستعمال الشامل في القطيع . وعلى المربي أن يوائم نفسه حسب إمكانياته .

والمعلومات المتحصل عليها من اختبار نسل ما يمكن استعمالها في حساب ما يسمى بـ " دليل الآباء المتساوي equal parent index " . وأحيانا يسمى ذلك بدليل متوسط الأبوين Midparent index . فلو فرضنا أن أحد أفراد النسل يتلقى نصف تركيبه الوراثي من كل من الأبوين وأن التأثيرات الموجبة والسالبة للأخطاء المندلية تلغى بعضها البعض في متوسط النسل والأمهات وعندئذ نجد أن :

$$\text{متوسط النسل} = \frac{\text{قيمة الأب}}{2} + \frac{(\text{متوسط الأمهات})}{2}$$

$$\text{Sire} = 2 (\text{average of progeny}) - (\text{average of dams})$$

طرق التزاوج : Mating Methods

عندما يتم اختيار الأفراد المنتخبين فإنه يمكن أن يتم تزاوجهم

يُطْرَق عدة. والعملية المعروفة باسم " التربية Breeding " تشمل
الانتخاب المتميز والتزاوج الناجح للأفراد لغرض محدد . وفيما يلي طرق
التزاوج المعروفة .

أولا : التزاوج العشوائي : Random Mating (Panmixis) :

إذا لم يهتم المربي بضوابط عملية التزاوج بين الأفراد المنتخبة ،
فإنَّ جامِطات هذه الأفراد - من المحتمل أن تتحد مع بعضها
بطريقة عشوائية وهذا هو الحال عادة في النباتات خلطية التلقيح
Outcrossing ، فالرياح والحشرات تحمل حبوب اللقاح من نبات
لآخر بطريقة عشوائية . وحتى في الحيوانات - كالغنم والأبقار - فإنَّها
تتزاوج عشوائيا . فالذكور والإناث تتقابل وتتزاوج بدون ضوابط
أثناء الرعى وأثناء وجودها في الحظائر . وبناءً على ذلك فإنَّ معظم
الطعام الذي نتاوله يوميا يأتي عن طريق التزاوج العشوائي
بين الحيوانات وبعضها والنباتات وبعضها ، لأنَّ ذلك هو الطريقة
الاقتصادية، ومن المحتمل جدا أنَّ هذه الطريقة هي مصدر أكبر كمية
من التباين الوراثي بين النسل .

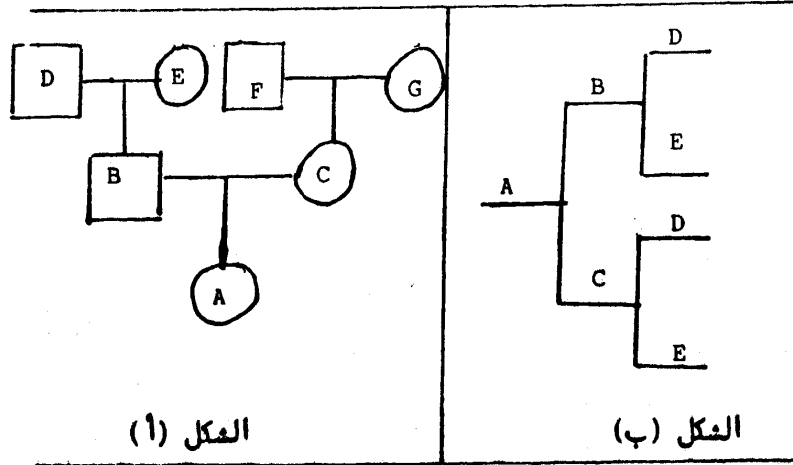
ثانيا : التزاوج المنظم الموجب : Positive Assortative Mating :

تشمل هذه الطريقة تزاوج الأفراد الأكثر تشابها - سواء كان ذلك
تعايها مظهريا أو وراثيا :

١ - التزاوج على أساس القرابة الوراثية :

يقصد بالتربية الداخلية (تربية الأقارب Inbreeding) أن يتم التزاوج بين الأفراد ذات القرابة الأعمد أو متصلة النسب . ويمكن توضيح ذلك من الأشكال التالية :

الشكل (١) يبين نسلا خاليا من التربية الداخلية no inbreeding وذلك لعدم وجود خط قرابة مشترك من الفرد B إلى الفرد C حيث أن الأسلاف G, F, E, D : ancestors لا تربطهم أية قرابة .



أما في النسل العرسي داخليا inbred pedigree كما في الشكل ب فإن الأفراد B و C لهما نفس الآباء ، ومن ثم فهم إخوة أعمقاً . ونسب شجرة النسب النموذجية كما في الشكل ب تظهر الآباء Sires على الخطوط العليا والأمهات Dams على الخطوط السفلى ، ومن ثم فإن

C, B : full sibs

هو معامل القرابة " بين الأخوة الأشقاء "

$$\therefore R_{BC} = \frac{1}{4} + \frac{1}{4} = \frac{1}{2} \text{ or } 50 \%$$

وعندما تحدث الزيجات matings بين أفراد شديدة القرابة (تربية اقارب Inbreeding فإن الأثر الوراثي لذلك هو زيادة في درجة التأصل

homozygosity ومعتبر الأخطاب الذاتي self-fertilization

من أشد درجات تربية الاقارب أو التزاوج الذاتي Autogamy (فرد يدخل في تزاوج مع نفسه) والذي يحدث في البراسيوم (أنظر المراجع) هو أشد درجات تربية الاقارب حيث تتحول الأفراد الخليطة (Aa) إلى أفراد أصيلة AA و aa في خلال جيل واحد فقط .

والجدول التالي يبيّن التزايد في نسبة التأصل الوراثي homozygosity

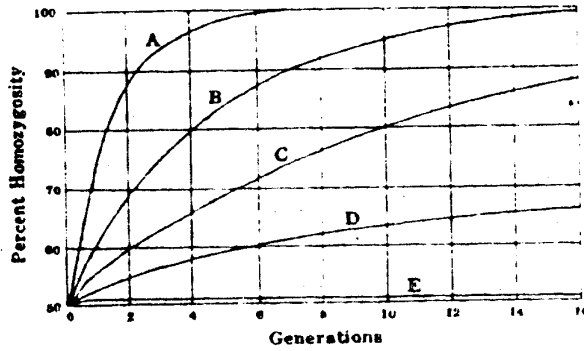
تحت ظروف الاخصاب الذاتي .

فلو بدأنا بعشيرة a population قوامها ١٠٠ فرد خليطة التركيب الوراثي (Aa) فإن الأعداد المتوقعة من التراكيب الوراثية الاصلية سوف تتزايد بنسبة ٥٠ % نتيجة الاخصاب الذاتي في كل جيل من أجيال هذا الطراز من التزاوج .

Generation	Expected Increase in Homozygosity Due to Selfing			Percent Heterozygosity	Percent Homozygosity
	AA	Aa	aa		
0		100		100	0
1	25	50	25	50	50
2	25	12.5	25	25	75
3	37.5	6.25	37.5	12.5	87.5
4	43.75	3.125	43.75	6.25	93.75
∴	∴	∴	∴	∴	∴

وتعطى نماذج تربية الأقارب الأقل شدة - درجات أقل من سرعة الوصول إلى التآصل الوراثى ، كما يتضح من الشكل التالى :

- A= إخصاب ذاتى
B= أخوة أشقاء
C= أبناء عمومة وختولة
D= أبناء عمومة أو ختولة
E= أبناء عمومة من الدرجة الثانية



Increase in percentage of homozygosity under various systems of inbreeding. (A) self fertilization, (B) full sibs, (C) double first cousins, (D) single first cousins, (E) second cousins.

وكما زادت درجة التآصل الوراثى فى عشيرة ما ، نتيجة إما للتربية الداخلية inbreeding أو للاختيار selection فإن التباين الوراثى داخل العشيرة يتناقص . ولما كان المكافئ الوراثى h^2 يعتمد على الكميات النسبية للتباين الوراثى ، فإن قيمة هذا المكافئ سوف تتناقص بالتالى ، وترتب على ذلك أن تصبح قيمة المكافئ الوراثى صفراً فى حالة السلالات النقية . وعندما يخفص حجم العشيرة population size الى وحدة صغيرة منعزلة تحتوى على حوالى أقل من ٥٠ % من الأفراد . فإن التربية الداخلية سوف تؤدى الى تزايد محسوس فى التماثل الوراثى . ويمكن قياس درجة التماثل الوراثى فى عشيرة باستخدام ما يسمى (بمعامل التربية الداخلية Coefficient of Inbreeding) والسدى

يرمز له بـ F .

ومن خلال هذا المعامل يمكن قياس تأثير التربية الداخلية على

مستويين :

(١) على مستوى الفرد ، يبين معامل التربية الداخلية احتمال كون الأليلين الموجودين على أى موقع وراثى - متطابقين بالنسب identical by descent بمعنى أنهما نواتج تناسخ الد ن أ DNA - Replication لجين كان موجودا فى سلفهما المشترك .

(ب) على مستوى العشيرة on a population level يبين معامل التربية الداخلية النسبة المئوية لجميع المواقع الوراثية التى كانت خليطة فى العشيرة الأساسية Base population والتى أصبحت الآن أصيلة نتيجة لتأثير التربية الداخلية . والعشيرة الأساسية هى النقطة فى تاريخ العشيرة التى من عندها نبتنى أن نبدأ فى حساب تأثيرات التربية الداخلية . ومن المحتمل أن كثيرا من المواقع الوراثية يكون أصيلا عند ما تؤسس عشيرتنا الأساسية . وبناء على ذلك فإن معامل التربية الداخلية يقيس الزيادة الإضافية فى التأصل الوراثى نتيجة التزاوج بين الأفراد متصلة النسب . ويمكن تقدير معامل التربية الداخلية (F) الفرد ما فى نسل ما بطرق عديدة متماثلة ونوجزها فيما يلى :

(١) لو كان السلف المشترك common ancestor غير مربى

داخليا ، فإن معامل التربية الداخلية لفرد ما (F_x) يكون $\frac{1}{4}$

قيمة معامل القرابة بين الأب sire والام dam (R_{SD}) .

- ٢٠٤ -

$$F_x = \frac{1}{2} R_{SD} \quad \dots \dots \dots (1)$$

(٢) لو كانت جميع الأسلاف المشتركة غير مرباة داخليا ، فإن معامل التربية الداخلية (F) يمكن حسابة من المعادلة التالية :

$$F_x = \sum \left(\frac{1}{2} \right)^{P_1 + P_2 + 1} \quad \dots \dots \dots (2)$$

حيث عدد الاجيال (الأسهم) من أحد الابوين رُجوعا إلى السلف المشترك
• common ancestor

و P_2 = عدد الاجيال (الأسهم) من الأب الآخر رجوعا إلى نفس السلف المشترك .

(٣) لو كانت الأسلاف المشتركة مرباة داخليا (F_A) فإن معامل التربية الداخلية للفرد يجب أن يصحح لهذا المعامل :

$$F_x = \sum \left[\left(\frac{1}{2} \right)^{P_1 + P_2 + 1} (1 + F_A) \right] \quad \dots \dots (3)$$

(٤) وبصورة عامة يمكن حساب معامل التربية الداخلية - وذلك بإحصاء عدد الأسهم (n) التي تربط الفرد من خلال أحد الاباء رُجوعا إلى السلف المشترك ورجوعا مرة أخرى لأبيه ولأبيه الآخر ، تم تطبيق المعادلة

العامّة التالّية :

$$F_x = \sum \left(\frac{1}{2} \right)^n (1 + F_A) \dots\dots (4)$$

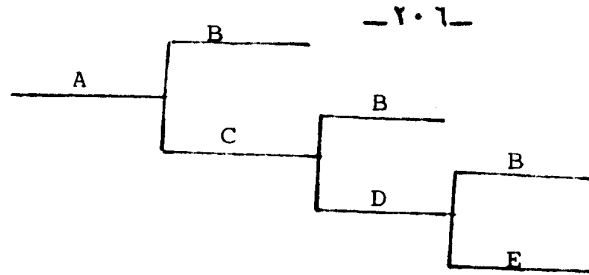
والجدول التالى يساعد فى حساب معامل التربية الداخليّة

n	1	2	3	4	5	6	...
$\left(\frac{1}{2}\right)^n$	0.5000	0.2500	0.1250	0.0625	0.0312	0.0156	...

التربية الداخليّة للسلاّلة : Line breeding

التربية داخل السلاّلة هى طراز خاص من التربية الداخليّة يستعمل
بفرض الاحتفاظ بدرجة عالية من القرابة الوراثية الآتية من سلف مرغوب فيه .
والشكل التالى يبين نسلا به تربية عالية من داخل السلاّلة من خلال الأب
B ومن ثمّ الفرد A يمتلك أكثر من ٥٠% من جيناته آتية من
الأب B .

والفرد D به ٥٠% من جينات B وهب ٢٥% منها إلى
C . والفرد B يعطى أيضا ٥٠% من جيناته لـ C .
وحيث أنّ C أيضا يحتوى على ٥٠% + ٢٥% = ٧٥% من جينات B
فانه يعطى نصفها (٣٧,٥%) إلى A .
ويعطى B أيضا ٥٠% من جيناته لـ A ، ومن ثمّ فإنّ A به
٥٠% + ٣٧,٥% = ٨٧,٥% من جينات B .



شك يوضح التربية داخل السلالة Close line breeding

(ب) التزاوج على أساس التشابه المظهري :

التزاوج المنظم الموجب والمبنى على أساس التشابه المظهري

positive phenotypic assortative mating

نادرا ما يجرى بطريقة مطلقة بين الأفراد المنتخبين . وبالرغم من ذلك فانه قد يستعمل بالاشتراك مع التزاوج العشوائي - حيث تُهَجَّس بعض الأفراد القليلة من الأفراد المنتخبة صناعيا مع بعضها بحيث تكون مثل هذه الأفراد بينها درجة من التشابه المظهري ، وذلك بهدف الحصول على حيوانات ذات مظهر معين لعرضها في المعارض الدولية . أما بقية أفراد القطيع فتترك لتتزاوج عشوائيا فيما بينها لانتاج أفراد من القطيع ذات أهمية تجارية بحته .

ثالثا : التزاوج المنظم السالب : Negative Assortative Mating

١ - التزاوج على أساس القرابة الوراثية :

عندما يشمل التزاوج أفراد أبعيدة درجة القرابة عن متوسط الأفراد

المنتجة ، فيسمى هذا النوع من التزاوج بالمنظم السالب . وقد يشمل هذا تلقيح أفراد تنتمي لعائلات مختلفة أو تهجين أصناف مختلفة مربية داخلية من النباتات أو تهجين قُطْعَان مختلفين من الماشية وأحيانا قد يشمل تهجين أنواع شديدة من القرابة مثل الحصان والحصار لانتاج البغال. والهدف المعتاد لمثل هذه التهجينات الخليطة • "outcrosses" هي محاولة لانتاج نسل يتفوق مظهرها (وليس بالضرورة في القيمة التربوية) على العشائر الأبوية .

ومن المعروف أن كثيرا من الجينات المتحيزة تبقى مخبأة في حالة خليطة وراثية في العشائر غير المرباة داخلية - ولكن لما كانت درجة التأصل الوراثي genetic homozygosity تتزايد في العشائر المرباة داخلية ، فإنه يوجد احتمال قوى لأن تظهر الصفات المتحيزة - ومعظمها ذو تأثير سيئ . وأحد نتائج التربية الداخلية هو ضعف المظهر (أقل إنتاجية من الناحية الخضرية والتكاثرية) الذي يصاحب عادة التأصل الوراثي ، ويسمى ذلك بوهن التربية الداخلية "Inbreeding depression". والتزايد في درجة المواءمة Fitness " المصاحب لحالة الخلط الوراثي يطلق عليه اسم " قوة الهجين Heterosis ". وما زال الأساس الوراثي لقوة الهجين محل جدال بين علماء الوراثة إلا أنه يتركز حـسـول نظريتين هما :

١ - نظرية السيادة لقوة الهجين : Dominance Theory of Heterosis

في هذه النظرية يفترض أن قوة الهجين hybrid vigor تنتج من فعل وتداخل action and interaction جينات النمو والمواءمة السائدة .

ولتوضيح ذلك نفترض المثال الكمي التالي :

بافتراض وجود ٤ مواقع جينية تؤثر في صفة كمية ما ، وكل تركيب وراثي متنحى يساهم بوحدة واحدة في مظهر الصفة ، وكل تركيب وراثي سائد يساهم بوحدين في مظهر الصفة . فتلقيح بين سلالتين مريتين داخليا highly inbred lines يمكنه أن يعطي هجيناً (F_1) متفوقاً على أيٍّ من الأبوين :

$$\begin{array}{lcl} \text{الأبأ} & P & : AaBbCcDd \quad \times \quad aaBBccDD \\ & & \\ & & \text{القيمة المظهرية} \quad 2+1+2+1 = 6 \quad \quad \quad 1+2+1+2 = 6 \text{ units} \\ & & \\ & F_1 & : \quad \quad \quad AaBbCcDd \\ & & \quad \quad \quad 2+2+2+2 = 8 \end{array}$$

إلا أن النشل في تثبيت قوة الهجين حتى الآن هو الاعتراض الوحيد ضد هذه النظرية .

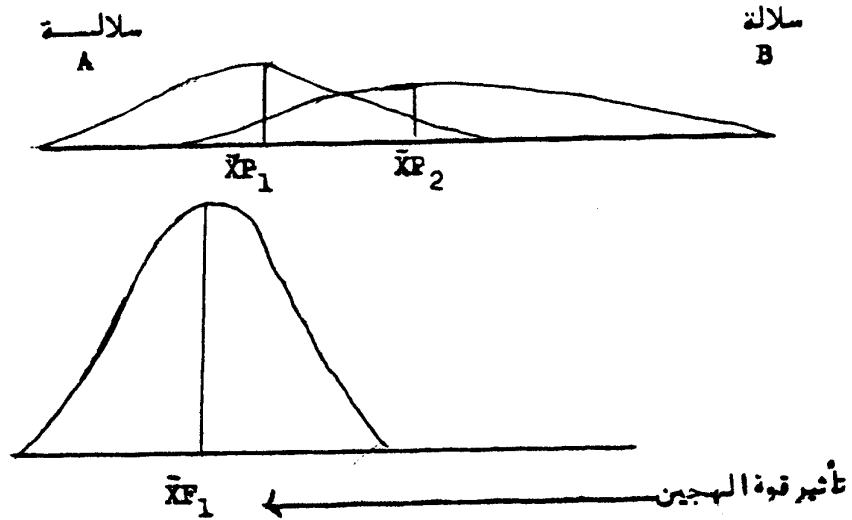
٢ - نظرية السيادة الفائقة لقوة الهجين : Overdominance Theory of Heterosis

في هذه النظرية يفترض أن حالة الخلط الوراثي heterozygosity هي المسئولة مباشرة عن ظهور قوة الهجين . ويمكن توضيح ذلك من المثال التالي : نفس المثال السابق فيما عدا أن الأصيل السائد يساهم بـ $\frac{1}{4}$ وحدة لكل موقع وراثي وأن الهجين لك موقع يساهم بـ ٢ وحدة

$$\begin{array}{lcl} \text{الأبأ} & : & aabbCCDD \quad \times \quad AABBccdd \\ & & \\ & & \text{القيمة المظهرية} \quad 1+1+1\frac{1}{2}+1\frac{1}{2} = 5 \quad \quad \quad 1\frac{1}{2}+1\frac{1}{2}+1+1 = 5 \end{array}$$

$$F_1: \quad AaBbCcDd \\ 2+2+2+2 \quad = \quad 8$$

والتباين المظهري في الجيل الهجين عادة ما يكون أقل كثيرا من التباين المظهري للآباء. كما يتضح من الرسم البياني التالي :



صغير ذلك الى أنَّ الهجين أقل تأثرا بالتأثيرات البيئية عن الآباء الاضيلة. يستعمل علماء الوراثة لفظ " التنظيم " Buffering " لبيان أن نمو الكائن منظم تحت السيطرة الوراثية . وهناك مصطلح آخر يستعمل وهو المواءمة Homeostasis " وهذا يعني استمرارية الثبات أثناء النمو وأيضا الثبات الفسيولوجي للكائن أثناء تعرضه لتذبذبات بيئية واسعة المدى .

ويمكن تقدير قوة الهجين كيا بطريقة تقريبية حيث أن تأثير قوة الهجين (H) heterotic effect يمكن حسابه - وهو عبارة عن متوسط الزيادة في مظهر الصفة للفرد الهجين F_1 فوق متوسط الأبوين:

$$H_{F_1} = XF_1 - \frac{1}{2} (XP_1 + XP_2)$$

ويمكن أن تستمر قوة الهجين في الأجيال الانعزالية (مثلا الجيل الثانى) ولكن قيمتها في عشيرة الجيل الثانى تساوى نصف قيمتها فى الجيل الأول F_1 ، وفى الجيل الثالث تساوى نصف قيمتها فى الجيل الثانى وهكذا .

ب - التزاوج المنظم السالب على أساس عدم التشابة المظهرى :

عندما يفضل المربي المظهر الوسط للحيوان intermed. phenotype فإن ذلك يمكن الحصول عليه بتهجين حيوانات ذات أشكال مظهرية متضادة، فعلى سبيل المثال : الأبقار متعددة الغرض يمكن أن تنتج بتهجين حيوان اللحم مع حيوان اللبن (Beef type x dairy type) وترتب على ذلك أن النسل الناتج يعطى كمية متوسطة من اللبن وينتج لحما بكمية متوسطة لكن لا يتفوق على أى من الأبوين فى إحدى الصفتين .

مثال : أبقار البراهمان Brahman cattle لديها مناعة عالية للحرارة ومقاومة أكثر ضد بعض الحشرات عن قطعان الأبقار الأوربية . لذلك

تهجن البراهمان مع الأوربية لانتاج هُجن بها الصفات المرغوبة لكلا الأبوين.

تمارين للتدريب:

١ - قطع من الأرانب البلجيكية له متوسط لوزن الجسم = ٣٦٠٠ جراماً،
وقطيع أرانب الهيمالايا له متوسط لوزن الجسم = ١٨٧٥ جم . التهجين
بين هذين القطيعين يعطى هجيناً وسطاً بينهما بانحراف قياسي
قدرة ± ١٦٢ جراماً وبباين الجيل الثاني أكثر كما يتضح من الانحراف
القياسي SD وقدره ± ٢٣٠ جراماً.

أ - قَدِّر عدد أزواج الجينات المحتمل المؤثر في وزن جسم الأرانب .
ب - قَدِّر المتوسط الكمي الذي يساهم به كل أليل فعال .

$$\text{الحل (١)} \quad N = \frac{D^2}{8(\sigma^2_{PF_2} - \sigma^2_{PF_1})} = \frac{(3600 - 1875)^2}{8(230^2 - 162^2)}$$
$$= 13.95 \text{ or } 14 \text{ pairs}$$

ب) الفرق بين الأبوين = ٣٦٠٠ - ١٨٧٥ = ١٧٢٥ جراماً
هذا الفرق يعزى إلى ١٤ زوج من الجينات أي ٢٨ أليلاً نشطاً
∴ متوسط مساهمة كل أليل = ١٧٢٥ - ٢٨ = ٦١٫٦١ جراماً .

٢ - إذا كانت التباينات المظهرية phenotypic variances لصفة
كمية ما في السلالتين النقيتين الأبويتين هي V_{P1} و V_{F2} وفي
الجيل الأول والجيل الثاني F_1 و F_2 لهما هي V_{F1} و V_{F2}

وفى التلقيح الرجعى ($F_1 \times P_1$) هو V_{B1} وفى التلقيح الرجعى
($F_1 \times P_2$) V_{B2} • يتبين كيف يمكن اشتقاق تقديرات كل من
التباين الوراثى الاضافى (V_A) والتباين الوراثى السيادة (V_D)
والتباين البيئى (V_E) •

الحل : لَمَّا كان التباين المظهرى فى داخل كل من السلالتين النقيتين
الابويتين (P_2 , P_1) وكذلك داخل الجيل الاول (F_1)

يعزى كله الى التباين البيئى •

$$\therefore V_E = \frac{V_{P1} + V_{P2} + V_{F1}}{3}$$

ومن ثم نجد أن

$$\begin{aligned} V_{F2} - V_E &= \left(\frac{1}{2} A + \frac{1}{2} D + E \right) - E \dots\dots\dots (1) \\ &= \frac{1}{2} A + \frac{1}{2} D \end{aligned}$$

وبالمثل نجد أن :

$$\begin{aligned} (V_{B1} + V_{B2}) - 2 V_E &= \frac{1}{2} A + \frac{1}{2} D - 2E \dots\dots\dots (2) \\ &= \frac{1}{2} A + \frac{1}{2} D \end{aligned}$$

ومضرب المعادلة رقم (١) فى ٢ وطرح المعادلة الثانية منها ، فانه

يمكن تقدير قيمة A :

وباحلال القيمة ($\frac{1}{4} A$) في المعادلة (١) يمكن تقدير قيمة :

$$\frac{1}{4} D = V_D$$

٣ - إذا كانت قيمة التباين الوراثي الكلي لوزن الجسم في عمر ١٨٠ يوماً في عشيرة من الخنازير هو ٢٥٠ رطلاً ، والتباين نتيجة التأثير السائد هو ٥٠ رطلاً ، والتباين نتيجة التفوق epistasis هو ٢٠ رطلاً والتباين البيئي هو ٣٥٠ رطلاً ، احسب المكافئ الوراثي المحدود لهذه الصفة الكمية . Narrow h^2

الحل :

$$\sigma^2 P = \sigma^2 G + \sigma^2 E2 = 250 + 350 = 600$$

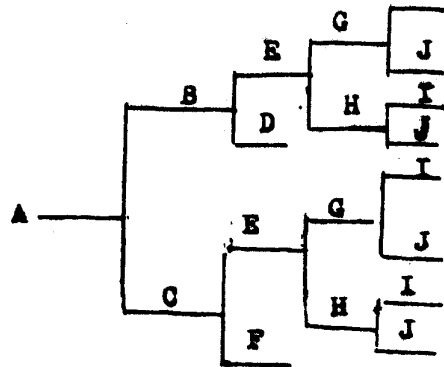
$$\sigma^2 G = \sigma^2 A + \sigma^2 D + \sigma^2 I , 250 = \sigma^2 A + 50 + 20$$

$$\therefore \sigma^2 A = 180$$

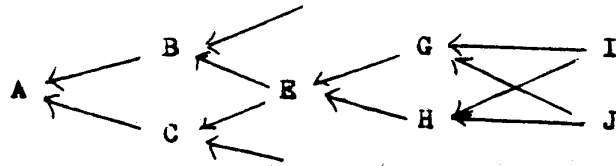
$$\therefore h^2 (N) = \sigma^2 A / \sigma^2 P = 180 / 600 = 0.3$$

٤ - احسب معامل التربية الداخلية Inbreeding coefficient

للغرد A في النسل التالي :



الحل : أولا يجب أن نضع النسل في صورة مخطط بالأشهر كالآتي :



يوجد خط مرور pathway واحد من B الى C خلال السلف E والسلف E بطبيعته مربي داخليا inbred .
 لاحظ أن أباء E إخوة أشقاء حيث أن G و H أقرباء بنسبة ٥٠٪ وباستخدام المعادلة :

$$F_x = \frac{1}{2} R_{SD}$$

$$\therefore F_E = \frac{1}{2} R_{GH} = \frac{1}{2} (0.5) = 0.25$$

ومن ثم فإن معامل التربية الداخلية Inbreeding coef. يحسب من

$$F_A = \sum \left(\frac{1}{2} \right)^n (1 + F_{\text{anceator}}) \quad \text{المعادلة التالية}$$

$$= \left(\frac{1}{2} \right)^3 (1 + 0.25) = 0.156$$

حيث n هي عدد الأشهر التي تصل الفرد (A) من خلال أحد الأجداد (B) رجوعا للسلف المشترك (E) ثم رجوعا مرة أخرى للآب الثاني (C) .

* بعض المراجع المختارة *

Goodenough, Ursula (1984): Genetics 3rd edn. Holt -
Saunders, Japan.

Falconer , D.S. (1983): Introduction to Quantitat
ive Genetics, 2nd edn.
Longman , London and New York.

Mather, K. and Jinks, J.L. (1971): Biometrical Genetics
2nd edn. Chapman and Hall,
London.

Stansfield, W.D. (1986): Genetics, Theory and Problems
2nd edn. McGraw-Hill, Int.

Strickberger, M.W. (1986): Genetics 3rd edn.
Macmillan, New York.

PROF. DR. H. A. S. HUSSEIN
FAC. AGRIC. UNIV. GIZA
GIZA - EGYPT

(تم بحمد من الله تعالى)
رقم الایداع :
حقوق الطبع والنشر محفوظة

رقم الايداع بدار الكتب: ١٢٩٢ / ١٩٩٠

حقوق الطبع والنشر محفوظة للمؤلف